This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

a39015 00006382 9b

Digitized by Google

Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QH
307
.K57

Digitized by Google

Digitized by Google

GESAMMELTE ABHANDLUNGEN

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

VON

WILHELM ROUX,
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS
ZU HALLE A/S.

ERSTER BAND.

ABHANDLUNG I—XII,

VORWIEGEND ÜBER

FUNCTIONELLE ANPASSUNG.

MIT 3 TAFELN UND 26 TEXTBILDERN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1895.

Digitized by Google

Alle Rechte, auch das der Uebersetzung, einschliesslich von Einzel-Abhandlungen, vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Digitized by Google

Einleitung.

Nachdem ich vor nunmehr 17 Jahren meine Untersuchungen über Ursachen menschlicher und thierischer Gestaltungen begonnen hatte, ist zunächst eine erhebliche Anzahl von Jahren vergangen, ehe diesen Bestrebungen eine mehr als vereinzelte Beachtung zu Theil wurde. Erst in letzter Zeit haben sich, nach bisher blos gelegentlicher Betheiligung anderer Autoren, einige junge Forscher gefunden, welche gleichfalls solchen causalen Untersuchungen sich zu widmen und methodisch auf dem neu betretenen Gebiete zu arbeiten gewillt scheinen.

Aber das Interesse für die exacte ursächliche Forschung in der Zoo-Morphologie hat in den letzten Jahren erheblich an Ausbreitung und Intensität gewonnen; dafür legen der Inhalt und die Verbreitung des vor einem Jahre von mir gegründeten Archives für Entwickelungsmechanik bereits ein erfreuliches Zeugniss ab; und es ist zu hoffen, dass dieses Organ wesentlich zur Stärkung dieser neuen Forschungsrichtung beitragen werde.

Demnach erscheint wohl auch die Veranstaltung einer Gesammtausgabe meiner Abhandlungen nicht mehr als ein zu grosses Wagniss der um die Förderung der Wissenschaft verdienten Verlagsbuchhandlung; denn bei der Bedeutung, welche der Erforschung der näheren und entfernteren Ursachen der organischen Gestaltungen an sich zukommt, und da einmal das Interesse geweckt ist, darf vielleicht erwartet werden, dass diese Neuausgabe eine nicht blos auf den engsten Forscherkreis beschränkte Verbreitung finden werde.

Digitized by Google

In zwei Bänden vereinigt werden die bisher in verschiedenen, zum Theil seltenen Zeitschriften zerstreuten Abhandlungen hier dargeboten, soweit dieselben vor dem Erscheinen des Archivs für Entwickelungsmechanik veröffentlicht worden sind. Eine einzige, nicht dem gleichen causalen Zwecke dienende Abhandlung, Nr. 12, wurde gleichfalls mit aufgenommen, weil dadurch die Ausgabe zugleich zu einer Gesammtausgabe meiner wissenschaftlichen Arbeiten wurde.

Auf einem Gebiete so überaus innig mit einander verknüpfter schwieriger, ja zum Theil unlösbar scheinender Probleme, wie dem der Ursachen der thierischen Gestaltungen, bedürfen wir beim Beginne dauernder Forschung vor allem eines Weges der Forschung, der uns gestattet, in den bisher geschlossenen Problemencomplex einzudringen, ihn zu zerlegen und die Einzelprobleme gesondert in Angriff zu nehmen. Einen solchen Weg glaube ich in Nr. 13—15 gezeigt zu haben (des Specielleren geschah dies neuerdings in der „Einleitung" zu dem Archiv für Entwickelungsmechanik).

Wegweisend im engeren Sinne wirken auch die Hypothesen in der Wissenschaft. Indem anzunehmen ist, dass die heuristische Leistung der von mir aufgestellten Hypothesen sich noch nicht erschöpft hat, mag ihr Mitabdruck seine Berechtigung finden, obschon auch sie, wie erfahrungsgemäss fast alle Hypothesen, wohl nur vorübergehenden Werth haben werden, da die Hypothesen mit den Fortschritten der thatsächlichen Kenntnisse zu wechseln pflegen.

Gesicherte Thatsachen dagegen stellen den bleibenden Schatz der Wissenschaft dar. Ich glaube, dass die von mir ermittelten Thatsachen grösstentheils als zu dieser Classe gehörig werden befunden werden; dies, obschon manche der jetzigen Nachuntersucher bisher nicht dasselbe als ich, sondern z. B. statt der Regeln nur die Regellosigkeit gefunden haben. Die Regelmässigkeit jedoch ist eine Beschränkung, welche meist erst bei Ausschluss der Fehler hervortritt; Regellosigkeit dagegen wird nicht nur da gefunden, wo keine Regelmässigkeit vorhanden ist, sondern auch, trotz letzterer, noch so lange, als Versuchsfehler am Resultat einen erheblichen Antheil haben. Gefundene Abweichungen beruhten andererseits auch darauf, dass die neueren

Digitized by Google

Autoren an anderen Objecten, sogar an anderen Thierstämmen zugehörigen Objecten meine Versuche nachmachten, oder dass sie das gleiche Object in abnorme Bedingungen versetzten; es sollte überflüssig sein, zu erwähnen, dass aus unter solchen anderen Verhältnissen gefundenen abweichenden Ergebnissen nicht geschlossen werden darf, dass die früheren Befunde nicht richtig seien.

Bisher ist nur ein relativ kleiner Theil des Inhaltes der Abhandlungen in das allgemeine Wissen der Fachgenossen übergegangen; das gilt nur bezüglich einiger Thatsachen und Hypothesen, die zufällig bereits Gegenstand der Controverse geworden sind. Doch auch von diesen haben nur die Hauptzüge Beachtung resp. Verständniss gefunden. Das feinere Detail, welches oft den Werth einer Thatsache bestimmt und ihre Beziehungen zu anderen, sei es schon bekannten oder noch unbekannten Thatsachen herzustellen geeignet ist, ist grossentheils, selbst von gleichfalls causal strebenden Forschern, noch ungewürdigt geblieben. Dasselbe gilt von den Argumentationen.

Es erschien mir früher genügend, von neu erfundenen Versuchsmethoden das Princip sowie die Art der Beseitigung besonderer Schwierigkeiten mitzutheilen Die in den letzten Jahren begonnenen Nachuntersuchungen haben jedoch gezeigt, dass die Nachuntersucher meist nicht gewillt waren, sich in die Sachlage genügend zu vertiefen, um eigene Erfahrungen auf dem Gebiete zu erwerben; sondern dass sie blos mechanisch das Vorgeschriebene des Versuches wiederholten und dann bei Vernachlässigung der für den Mitdenkenden selbstverständlichen und daher nicht erwähnten Cautelen verwundert waren, das angegebene Resultat, z. B. Hemiembryonen nach dem Anstechen einer der beiden ersten Furchungszellen des Froscheies, nicht wahrzunehmen.

Bei der Fassung der von mir ermittelten Thatsachen habe ich mich stets bestrebt, sie weder bestimmter noch allgemeiner zu formuliren, als dies zur Zeit sachlich begründet war. Vieles wurde daher nur unter allerhand Einschränkungen geäussert, welche jedoch von den Nachfolgern oft nicht berücksichtigt worden sind; was dann zu irrthümlichen Unterstellungen Veranlassung gab.

Digitized by Google

Auch der Umstand, dass es mein Bestreben ist, nicht blos eine, die hervortretendste, sondern alle in erkennbarer Weise an einem untersuchten Vorgange betheiligten Componenten zu berücksichtigen, hat sich als zur Zeit nachtheilig erwiesen, insoferne ein Theil des betreffenden Publicums es vorzog, sich an die einfachere Fassung solcher späterer Autoren zu halten, welche blos die augenfälligste Componente berücksichtigten und welche ihr ohne weiteren Beweis eine bestimmte Fassung gaben, wie es z. B. bezüglich der einstellenden Wirkung der „Gestalt" der Furchungszellen auf die Theilungsrichtung derselben der Fall war. Zudem glauben und versuchen einige Autoren auf diesem noch so wenig erschlossenen Gebiete bereits durch weitgehende Speculation etwas erreichen zu können und schätzen ihre Theorien für werthvoller als die bereits vorliegenden, aber nicht zu ihnen passenden Thatsachen.

Diese Arten des Verhaltens sind Characteristica des Anfangsstadiums, in welchem sich die causale Forschung auf dem Gebiete der Zoomorphologie noch befindet. Da aber die Objecte der thierischen Entwickelungsmechanik zum Theil erheblich complicirtere Verhältnisse darbieten als diejenigen der causalen Phytomorphologie, so ist um so mehr zu wünschen, dass erstere Richtung bald das Stadium der Gewissenhaftigkeit und Exactheit erreichen möge, in dem sich der letztere, bereits einige Decennien ältere Zweig der Biologie schon befindet. Das jetzt im Erwachen begriffene Interesse für die directe ursächliche Forschung in der Zoobiologie und die mit ihm verbundene ausgedehntere Pflege dieser Forschungsrichtung berechtigen wohl zu der Hoffnung, dass die neue Disciplin auch bald aus diesem Anfangsstadium herauskommen werde.

Aus dem grossen, vor Kurzem noch geschlossen vor uns liegenden, d. h. unserer Forschung fast unzugänglich erscheinenden Complex unbekannter „gestaltender Wirkungsweisen" und ihrer Ursachen, durch welche die Ontogenese sich vollzieht, sind in den nachstehenden Abhandlungen einige der Untersuchung zugänglich gemacht oder wenigstens der Inangriffnahme ihrer Ermittelung näher geführt worden.

Digitized by Google

Im *ersten Bande* wird noch ein altes aber wichtiges und practisch bedeutungsvolles Problem behandelt, das der „morphologischen functionellen Anpassung", also die zweckmässig gestaltende Wirkungsweise der Function auf das sie vollziehende Substrat.

Einerseits wurde der Umfang dieser Wirkungen des Weiteren ermittelt und insbesondere dargelegt, dass nicht nur, wie bereits bekannt, die Grösse und gröbere Gestaltung der Organe sondern auch die Structur und die feinere äussere Gestalt der Organe auf das Zweckmässigste durch dieses Princip ausgebildet zu werden vermögen. Damit empfing unsere Kenntniss von dem Antheil des LAMARCK'schen Principes an der zweckmässigen Ausgestaltung des „Individuums" eine erhebliche Erweiterung.

Das Einzelne anlangend, wurde zunächst die Gestaltung des Lumens der Blutgefässe als eine feinste functionelle Anpassung der lebenden Wandung an die hämodynamischen Kräfte des Blutstrahles erkannt (Nr. 1 und 2). Weiterhin wurde in der Schwanzflosse des Delphin (Nr. 7) eine „functionelle Structur" aufgefunden, welche in einer Weise das Mannigfaltigste und Zweckmässigste mit den einfachsten Mitteln darstellt, die ohne ein bekanntes Beispiel in der Lebewelt dasteht. Gegen diese Leistung der lebenden Materie erscheint die vielbewunderte zweckmässige Structur der Knochen, z. B. des Oberschenkelhalses geradezu primitiv, so viel Probleme auch die Entstehung der letzteren noch einschliesst; diese sind in Nr. 9 (und Bd. II, Nr. 18) etwas gefördert. In Nr. 8 ist die dimensionale Beschränkung der Activitätshypertrophie der Muskeln, insbesondere die Selbstregulation der morphologischen Muskellänge erwiesen und ihre Entstehung zu erklären versucht worden.

Ferner wurden diese überaus verschiedenartigen, direct zweckmässigen Leistungen an Stützorganen und an activ fungirenden Organen von einer und derselben, in der Hauptsache homogenen Wirkungsweise, nämlich von der trophischen Wirkung der functionellen Reize resp. der Vollziehung der Function, abgeleitet. (Nr. 4.)

Als neues, das sogenannte Zweckmässige hervorbringendes gestaltendes Princip ist in Nr. 4 zugleich der züchtende Kampf der

Digitized by Google

Theile bez. seine Wirkung die Theilauslese im Organismus eingeführt und in den qualitativen und gestaltlichen Einzelwirkungen dargelegt worden[1]).

Auch dem Wesen des Lebens wurde etwas näher zu treten gesucht und zugleich auf die bisher nicht berücksichtigte Möglichkeit der ersten Entstehung des Lebens durch successive Züchtung jeder seiner Grundfunctionen hingewiesen (Nr. 4, Cap. V).

Im *zweiten Bande* werden specifische Probleme der embryonalen Entwickelung aufgesucht und behandelt.

Nach allgemeinen Untersuchungen über das Wesen der entwickelungsmechanischen Aufgaben (Nr. 13) und über die zu ihrer Lösung nöthige Methode (Nr. 13, 14 u. 15) wurde, um das Hauptsächlichste hervorzuheben, Folgendes geprüft resp. ermittelt:

A. Bezüglich der Entwickelung des ganzen Eies:

1. ob äussere „gestaltende" Einwirkungen zur Entwickelung des befruchteten thierischen Eies nöthig sind (Nr. 19);
2. ob die „normale" individuelle Entwickelung von ihrem Beginne an ein bestimmt geordnetes System von Richtungen ist (Nr. 16);
3. wann zuerst die Hauptrichtungen des Embryo im Ei bestimmt werden (Nr. 20);
4. wodurch dies geschieht (Nr. 20 und 21);
5. welches die Bedeutung der normalen Furchung des Eies in Bezug auf qualitative Materialscheidung ist (Nr. 20 u. 22);
6. wo an der Blastula des Froscheies das Material des Centralnervensystemes gelagert ist, und unter welchen Materialumlagerungen sich die Gastrulation vollzieht (Nr. 20 u. 23);

[1]) Diese im ersten Band vereinigten Abhandlungen bilden zugleich die theoretische Grundlage zu einer *wissenschaftlichen Orthopädie*. Es wäre wohl an der Zeit, dass die Orthopäden anfingen, von der bisherigen fast rein empirischen Behandlung ihrer wichtigen Disciplin abzugehen und sich auf analytischem und experimentellem Wege mit an der Erforschung der „gestaltenden Reactionen" der „einzelnen" Gewebe und der nächsten Ursachen dieser Reactionen zu betheiligen, statt fort und fort aus den an ihrem Krankenmateriale sich darbietenden, zudem nicht in ihrem Verlaufe microscopisch zu verfolgenden gleichzeitigen Reactionen mehrerer Gewebe unbestimmte oder unrichtige Schlüsse zu ziehen. Siehe hierüber Bd. II, S. 47 u. f.

Digitized by Google

7. welche Wirkung bestimmt localisirte Defecte am Ei auf die Bildung des Embryo hervorbringen (Nr. 18 u. 22);

8. welches der Ort der gestaltenden Kräfte einzelner bestimmter Gebilde ist: ob sie dem gestalteten Gebilde resp. Theile selber innewohnen (Selbstdifferenzirung), oder ob sie ausserhalb desselben liegen (abhängige Differenzirung), insbesondere, ob die zur Gestaltung einer seitlichen oder vorderen Hälfte des Embryo nöthigen Kräfte im ganzen Ei oder in der ihrer Lage nach entsprechenden einen der beiden ersten Furchungszellen sich befinden (Nr. 18, 22 und 26);

9. ob freier Electricität im Ei ein Antheil an der gestaltenden Entwickelung desselben zukommt (Nr. 18);

10. ob Deformation des in Zellen getheilten Eies einen wesentlich die Differenzirung alterirenden Einfluss ausübt (Nr. 28, 29);

11. dass es nöthig ist, für die Entwickelung des Individuums zwei wesentlich verschiedene Entwickelungsarten, eine normale s. typische und eine atypische s. regulatorische (regeneratorische) Entwickelung zu unterscheiden (Nr. 26, 27, 28, 31);

12. dass die von mir entdeckte Postgeneration der ursprünglich nicht gebildeten Körperhälfte durch differenzirende Wirkungen von Zelle zu Zelle stattfindet, welche zunächst von den Zellen der primär entwickelten Embryohälfte ausgehen (Nr. 22).

B. Von dem Verhalten der einzelnen Zellen des Eies wurde geprüft:

13. welche Wirkung eine der Furchungszelle passiv gegebene Gestalt auf die Richtung der nächsten Theilung hat (Nr. 20, 29, 31);

Digitized by Google

14. ob die Richtung des electrischen Stromes einen Einfluss auf die Richtung der Befruchtung und der ersten Eitheilung auszuüben vermag (Nr. 25);
15. ob den Furchungszellen ein Vermögen der Selbstordnung zukommt. Solches Vermögen wurde erkannt als stattfindend
    a) unter noch von einander entfernten Zellen (Cytotropismus) (Nr. 32);
    b) unter sich berührenden Zellen (Nr. 32);
16. welche gestaltenden Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern stattfinden (Nr. 20, 21, 29, 30, 31 und 33).
17. Weiterhin wurde neben Anderem, hier nicht Erwähntem, z. B. zu ermitteln gesucht, auf welcher nächsten Ursache die von mir beobachtete Specialpolarisation der einzelnen Zellen der lebenskräftigen Morula und Blastula gegenüber der, dem Verhalten eines noch ungetheilten Eies gleichenden, Generalpolarisation der geschwächten Morula und Blastula beruht (Nr. 25).

Ein neues Erwachen „naturphilosophischer", zugleich auch wieder zu schnell fertiger Denkweise scheint sich darin zu bekunden, dass weniger die ermittelten Thatsachen Interesse erweckt haben, als die aus ihnen abgeleiteten theoretischen Folgerungen, und zwar von ihnen wiederum besonders die mehr zu heuristischen Zwecken gezogenen entferntesten, noch weit in den Bereich des Unbekannten hineingreifenden, also sehr hypothetischen Folgerungen, über welche man mit Recht verschiedener Meinung sein kann, da manche dieser verschiedenen Auffassungen sich zur Zeit mit Argumenten belegen lassen, deren reeller Werth noch nicht sicher beurtheilt werden kann.

Bezüglich der *Redaction* der gesammelten Abhandlungen ist Folgendes mitzutheilen.

In der Reihenfolge der Abhandlungen wurde mehr auf die Zusammengehörigkeit des Inhaltes als auf Chronologie geachtet. So

Digitized by Google

sind z. B. die drei allgemeinen Erörterungen über Ziele, Wege und Bedeutung der Entwickelungsmechanik (Nr. 13—15) unmittelbar neben einander gestellt. Da jede derselben ausser dem mit den anderen Gemeinsamen Besonderes enthält, und da dem Verfasser wiederholt der Vorwurf zu condensirter Darstellung gemacht worden ist, so wird vielleicht selbst die aufeinanderfolgende Lectüre dieser Abhandlungen gleichen Themas nicht als ermüdende Wiederholung empfunden werden.

Die Darstellung wurde vielfach im Sinne leichterer Verständlichkeit verbessert, ohne den Inhalt zu verändern. Ausserdem aber wurden zahlreiche inhaltlich neue Zusätze eingefügt, welche durch Einschluss in eckige Klammern [ ] kenntlich gemacht sind; sie enthalten theils neue Beobachtungen, neues Beweismaterial oder neue Auffassungen des Verfassers, theils Besprechungen von anderen Autoren erhobener Einwendungen.

Durch diese Zusätze wurde der Neudruck der Abhandlungen zugleich auf den gegenwärtigen Standpunct der Erfahrungen und Auffassungen des Verfassers gehoben.

Ausser einigen persönlichen Bemerkungen ist aus den Abhandlungen nichts entfernt; von einigen kritischen Referaten sind dagegen nur einzelne Stücke, unter Angabe ihrer Abkunft, an bezüglichen Stellen angefügt.

Der ursprünglich meist continuirlich gedruckte Text der Abhandlungen wurde der leichteren Uebersicht wegen durch zahlreiche, neu eingefügte Abschnittüberschriften gegliedert. Aus demselben Grunde und zur Erleichterung des Verständnisses ist von dem gesperrten und anderem hervorhebenden Satz ein weit ausgedehnterer Gebrauch gemacht worden als in den Originaldrucken.

Es wird jetzt gebräuchlich, über jeden einzelnen eigenen Gedanken oder auch nur über eine Aenderung eines fremden Gedankens eine eigene Schrift, sei es für sich oder als Rectorats- oder Academierede zu verfassen und so die Aufmerksamkeit auf jedes einzelne Geistesproduct zu lenken. Im Gegensatze zu dieser Weise war ich immer bestrebt, die knappste Form und einfachste Publicationsweise für meine Beobachtungen und Gedanken anzuwenden. So ist denn manche

Digitized by Google

Frucht vielfacher Beobachtungen oder ernsten Nachdenkens über schwierige Probleme als gelegentliche Einschaltung in andere Arbeiten eingestreut; eine Methode, welche für das Bekanntwerden der so veröffentlichten Ergebnisse als wenig geeignet sich erwiesen hat.

Um meine Abhandlungen auch nach dieser Richtung hin zu erschliessen, ist die Gesammtausgabe mit einem detaillirten, dem zweiten Bande beigegebenen Sachregister ausgestattet worden; ferner wurden viele Hinweise auf aufeinander bezügliche Stellen in den Text eingefügt. Keine dieser beiden Methoden ist für sich vollkommen ausreichend; wer aber beide Hinweisungsarten ausnutzt, wird in kurzer Zeit alle auf den Gegenstand des jeweiligen Interesses bezüglichen Aeusserungen in beiden Bänden auffinden können. Freilich wird der Gebrauch dieses Registers dem noch nicht mit dem Stande der Disciplin Vertrauten auch manche Enttäuschung bereiten, indem er beim Nachschlagen nicht selten statt des concreten Inhaltes blos die neu aufgestellte Kategorie, statt der Lösung blos die Formulirung des Problems findet.

Hinweisungen im Text auf erst später gedruckte Theile konnten nur unter Verwendung der zu diesem Zwecke jeder einzelnen Abhandlung beigegebenen und über jeder linken Seite befindlichen Nummer sowie der dem Text eingefügten, durch fetten Druck und Einschluss in eckige Klammern leicht auffindbar gemachten Zahlen der Originalpaginirung z. B. [**147**] geschehen (z. B.: s. Nr. 4, S. 180). Hinweisungen auf bereits Gedrucktes geschahen dagegen einfach durch Verwendung der Seitenzahlen der gesammelten Abhandlungen (z. B.: s. S. 100); da beide Bände zugleich gedruckt wurden, konnten letztere Hinweisungen auch von einem Band auf den anderen stattfinden. Bei jeder Hinweisung auf einen anderen Band wurde die Zahl desselben in römischer Ziffer beigefügt (z. B.: s. II, S. 104; s. I, S. 412).

In Folge dieser übersichtlichen Organisation der gesammelten Abhandlungen wird sich, wie ich hoffe, auch die bisherige Polemik über meine theoretischen Auffassungen wesentlich vermindern, insofern ein erheblicher Theil dieser Differenzen darauf beruhte, dass die betreffenden Autoren über die von mir ermittelten Thatsachen und die aus ihnen abgeleiteten Folgerungen nicht genügend unterrichtet

Digitized by Google

waren, vielleicht weil sie ihre bezüglichen Kenntnisse statt aus den, die betreffenden Themata eingehend behandelnden Originalarbeiten nur aus den kurzen und daher nothwendiger Weise weniger exacten Zusammenfassungen (Nr. 26 und 27) entnommen hatten. Darauf deutet auch hin, dass wiederholt Auffassungen, welche in diesen Originalabhandlungen mehrfach erörtert und begründet sich finden, später von anderen Autoren als neu und zum Theil sogar angeblich als gegen mich gerichtet aufgestellt und vertheidigt worden sind, wie z. B. das Vorkommen differenzirender Correlationen bei der normalen Ontogenese. Ich verhehle mir jedoch nicht, dass ein so umfängliches Werk wie das vorliegende keinen so ausgedehnten Leserkreis zu gewärtigen hat, als jene auch schon auf unserem Gebiete in letzter Zeit verbreiteten kurzen Darstellungen, welche auf Kosten wissenschaftlicher Exactheit, nämlich unter Uebergehung der bereits erkannten Schwierigkeiten und Complicationen der sachlichen Verhältnisse den behandelten Gegenstand „einfach" erscheinen lassen; daher werden auch die dieser Ausgabe eingefügten Berichtigungen solcher Darstellungen nicht sogleich die weitere Verbreitung derselben zu hindern vermögen.

In einem „Nachworte", Nr. 33, habe ich zum Schlusse meine theoretischen Auffassungen über die gegenwärtig im Kampfe der Meinungen stehenden, in Abhandlungen des zweiten Bandes behandelten Probleme so kurz als möglich im Zusammenhange dargestellt; was aber nur unter steter Hinweisung auf die früheren Einzeldarstellungen geschehen konnte.

Ausserdem wurde jedem Bande eine Zusammenfassung seiner Hauptergebnisse in Form einer Zusammenstellung von Regeln und „gestaltenden Wirkungsweisen" angefügt. Diese Zurückführung zahlloser organischer Einzelgestaltungen auf eine relativ kleine Zahl beständiger gestaltender Wirkungsweisen geschah weniger in dem Glauben, dass die speciellen Formulirungen dieser Wirkungsweisen in allen Theilen später als vollkommen zutreffend erkannt werden würden, als um zunächst Vorbilder für die Art der causalen Analyse der organischen Gestaltungsvorgänge und zugleich bestimmte Grundlagen für die prüfende und ergänzende Arbeit der Nachfolger zu geben.

Digitized by Google

Da es für spätere Generationen nicht ohne Interesse ist, zu sehen, mit welchen Schwierigkeiten, Missverständnissen u. dergl. eine zu ihrer Zeit bereits anerkannte wichtige Forschungsrichtung anfänglich zu kämpfen hatte, so wurden auch einige darauf bezügliche Hinweise an den betreffenden Stellen der Abhandlungen eingefügt. Es scheint weiterhin wünschenswerth, dass die wissenschaftliche Literatur möglichst von solchen Referenten befreit werde, welche über Werke berichten, die sie nicht verstanden oder gar nicht gelesen haben; zu diesem Zwecke habe ich einige solche Berichte, welche das wissenschaftliche Publicum über den Inhalt meiner theoretischen Erstlingsarbeit, Nr. 4, irrgeführt haben, in der dem Neudrucke dieser Abhandlung beigegebenen Vorrede mit reproduciren lassen.

Möge diese Gesammtausgabe unter den Genossen gleichen Strebens Freunde finden, der eingeschlagenen Forschungsrichtung neue Kräfte gewinnen und aufklärend in den Widerstreit der Meinungen eingreifen.

Der Verlagshandlung sei für die Veranstaltung der Gesammtausgabe, sowie für die gute Ausstattung derselben der gebührende Dank ausgesprochen.

Innsbruck, den 9. Juni 1895.

Wilhelm Roux.

Digitized by Google

Inhalt des ersten Bandes.

		Seite
Nr.	1. Ueber die Verzweigungen der Blutgefässe des Menschen. 1878	1— 76
„	2. Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. 1879	77—101
„	3. Ueber die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenz-Lehre zur Erklärung der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus. 1880	102—133
	Thesen	134
„	4. Der züchtende Kampf der Theile oder die „Theilauslese" im Organismus, zugleich eine Theorie der functionellen Anpassung. 1881	135—422
„	5. Autoreferat über Nr. 4.	423—437
„	6. Kritisches Referat über H. Spitzer's „Beiträge zur Descendenzlehre". 1886	438—457
„ 7–9.	Beiträge zur Morphologie der „functionellen Anpassung":	
„	7. Beitrag I: Structur eines hochdifferenzirten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin). 1883	458—574
„	8. Beitrag II: Ueber die Selbstregulation der „morphologischen" Länge der Sceletmuskeln des Menschen. 1883	575—661
„	9. Beitrag III: Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenks-Ankylose. 1885	662—722
„	10. Kritisches Referat über „das Gesetz der Transformation der Knochen". 1893	723—756
„	11. Artikel: Functionelle Anpassung in der Realencyclopädie der gesammten Heilkunde. 1894	757—768
„	12. Ueber eine im Knochen lebende Gruppe von Fadenpilzen (Mycelites ossifragus). 1887	769—802
	Zusammenfassung: Uebersicht der „gestaltenden Wirkungsweisen" (Naturgesetze) und Regeln	803—816

Digitized by Google

Digitized by Google

Nr. 1.

Ueber die Verzweigungen der Blutgefässe des Menschen.

Eine morphologische Studie.

Mit 4 Textfiguren und Tafel I.

1878.

Dissertatio inauguralis zur Erlangung der Doctorwürde zu Jena. 1878. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 12. S. 205—266. 1878.

Inhalt[1]).

	Seite
I. Methodik und Fehlerquellen	2
1. Injectionsmasse	2
2. Fehlerquellen der Injection	4
3. Fehlergrössen der Messung	7
4. Untersuchungsmaterial	9
II. Morphographie der Blutgefässverzweigungen und -Verbindungen	9
A. Regeln der Richtungsverhältnisse	9
B. Regeln der Gestaltsverhältnisse	36
III. Erklärungsversuche	46
1. Gestaltende Wirkungen der hydraulischen Kräfte in Röhren bewegter Flüssigkeit	47
Gestalt eines seitlich aus einem Rohre frei ausspringenden Flüssigkeitsstrahles	48
Wirkung bei bildsamem Wandungsmaterial	55

[1]) Die Ergebnisse dieser Abhandlung wurden zur technischen Verwendung bei der Anlage von Wasserleitungen empfohlen (s. den Vortrag des Herrn Ingenieur Hertel: „Die Verzweigungen der Blutgefässe, eine vollkommenste Rohrleitung". Zeitschr. Deutscher Ingenieure 1885, Bd. 30, S. 660; ferner Reuleaux, Der Constructeur, 4. Aufl. 2. Abdruck 1894, S. 998 u. 1020).]

Digitized by Google

Seite
Neue Methode zur Bestimmung der Zunahme des Widerstandes bei Zunahme der Stromgeschwindigkeit 61
2. Uebereinstimmung der Ursprungskegel der Blutgefässe mit der Gestalt frei ausspringender Flüssigkeitsstrahlen 65
3. Anpassung der lebenden Gefässwandung an die gestaltenden Kräfte des Blutstrahles 66
Gestalt der Ursprungskegel der Coronararterien des Herzens . . 71
4. Ursachen der Abweichungen von den hydrodynamischen Gestaltungen 72
5. Nutzen der hydrodynamischen Gestalt der Blutgefässverzweigungen . 75

I. Methodik und Fehlerquellen.

§ 1. Im Laufe einer unternommenen Arbeit über die Entwickelung der Leber[1]) trat die Nöthigung an mich heran, um mit Verständniss weiter arbeiten zu können, zunächst eine allgemeinere Untersuchung über die Modi der Blutgefässverzweigungen und Verbindungen anzustellen und zuzusehen, ob innerhalb der grossen Mannigfaltigkeit derselben nicht irgendwelche Regeln bestimmend sich aussprechen.

Im Folgenden werden die Resultate dieser Untersuchungen mitgetheilt werden, nachdem zuvor die technische Methode, mittelst deren sie gewonnen sind, und die Fehlerquellen einer kurzen, zur Beurtheilung der Zuverlässigkeit der Resultate nöthigen Darlegung gewürdigt worden sind. In einem dritten Abschnitt werden dann einige Erklärungsversuche über einen Theil der gefundenen Erscheinungen angestellt werden.

Da es sich darum handelte, die Gestalt des Lumens und die räumlichen Lagerungsbeziehungen verzweigter, hohler Gebilde lebenswahr dem Auge darzustellen, musste zur Corrosionsmethode gegriffen werden, und es war die Aufgabe, eine **Injectionsmasse** ausfindig zu machen, welche geeignet ist, dieser Forderung zu entsprechen. [Das Princip dieser Methode besteht darin, dass man die Gefässe der Organe oder Organismen mit einer flüssigen, beim Erkalten erstarrenden Masse ausspritzt und danach das Object in eine Flüssigkeit legt, welche die organischen Theile

[1]) Die Publikation dieser Untersuchung ist in Folge des Erscheinens der inhaltreichen Abhandlung von Toldt und Zuckerkandl (Sitzungsberichte der Wiener Ak. d. Wiss. 1875) über dasselbe Thema unterblieben, da in derselben unter anderem mehrere der hauptsächlichsten der von mir gewonnenen Ergebnisse bereits enthalten waren. Einige weitere Ergebnisse finden sich als Thesen formulirt unter Nr. 2 und 3 der Abhandlung Nr. 3, S. 32 angefügt.]

Digitized by Google

auflöst (gewöhnlich concentrirte Salzsäure), so dass man nach dem Abspülen mit Wasser den Ausguss der Gefässe allein vor sich hat.]

Von den zunächst versuchten, bekannten Corrosionsmassen zeigte sich die sonst leicht zu handhabende Hoyer'sche Schellackmasse deshalb nicht geeignet, weil sie sehr spröde und bröckelig ist, so dass die mit ihrer Hülfe hergestellten Abgüsse feinerer [**206**] Gefässäste die beim Messen nöthigen Manipulationen nicht unversehrt auszuhalten, geschweige denn zu überstehen pflegten.

Versuche mit Hyrtl's Masse aus eingedicktem Mastixfirniss erwiesen sie gleichfalls als für die genannten Zwecke unbrauchbar, weil sie selbst bei Siedetemperatur des Wassers noch so dickflüssig ist, dass, wenn die Organe nicht bis zum Verbrühen erwärmt sind, unter relativ starkem Druck injicirt werden muss, wobei dann Dehnungen der Gefässe entstehen, welche bei der Fixirung der Gefässe auf weniger dehnbarer Unterlage zu Biegungen führen, die in ihrer Gestalt der Ausnutzung des vorhandenen Spielraumes entsprechen: Schlängelungen bis zu mäandrischen Krümmungen, bis zu einander folgenden Biegungen von 180° nach entgegengesetzter Richtung, und Spiralwindungen, wie sie Hyrtl's Abbildungen so reichlich darbieten.

Es galt also, eine in der gewöhnlichen Zimmertemperatur vollkommen unbiegsame, nicht zu brüchige, der Salzsäureeinwirkung widerstehende Masse zu finden, welche schon unterhalb der Siedewärme des Wassers schmilzt und dabei dünnflüssig wie lebendes Blut ist. Die Siedetemperatur muss deshalb vermieden werden, weil in ihr die verschiedenen Gewebe ihre Cohäsion und Elasticität in verschiedener Weise ändern, so dass Verzerrungen entstehen. Zu diesem Zwecke wurde eine Reihe von Stoffen, welche in der Kälte und in der Hitze annähernd die verlangten Eigenschaften besassen, ausgewählt und Theile von ihnen in Salzsäure, andere Theile aber in Kalilauge gethan. Letzteres geschah, um auch eine Masse zu finden, welche zur Corrosion des Gehirns und Rückenmarkes sich eignet, da diese sowie auch die Nerven, Epidermis, Haare und Linse von Säuren nicht corrodirt, sondern gehärtet werden. [Es wurde jedoch keine sonstige geeignete Injectionsmasse ermittelt, welche der zur Auflösung des Gehirnes nöthigen Kalilauge widerstanden hätte.]

Digitized by Google

§ 2. Es ergab sich, dass eine Mischung von 5 Theilen Colophonium und 1 Theil weissen Wachses den vorliegenden Bedürfnissen vollkommen entspricht, indem, bei dem Vorhandensein der sonstigen verlangten Eigenschaften, Fäden aus ihr von 0,3 Mm. Dicke noch vollkommen unbiegsam sind. Ebenso gut hielt auch eine Mischung von Colophonium und Rindstalg die Corrosion aus; da aber das Rindstalg die Masse nicht blos elastisch, sondern auch etwas biegsam macht, wurde es nicht weiter verwandt.

Mit dieser Mischung aus Wachs und Colophonium erhielt ich nun mit steigender Uebung immer bessere Präparate, so dass zuletzt die Abgüsse der Gefässe mancher Organe keine einzige Biegung im „Verlauf" der Aeste zeigten.

§ 3. Die **Fehlerquellen** angehend, welche in der Zeit vom normalen Leben des Organes bis zur notirten Messung des Gefäss-[**207**] abgusses die Richtigkeit der Resultate beeinträchtigen können, und bezüglich ihrer Elimination ist Folgendes zu erwähnen. Organe mit macroscopisch wahrnehmbaren pathologischen Eigenschaften wurden nicht injicirt. Die alterirende Einwirkung der Todtenstarre der Gefässmuskeln und der anderen Gewebe konnte bei den menschlichen Organen nicht umgangen werden, aber für die Untersuchungen an Thieren wurden die aus dieser Ursache entspringenden Fehler vermieden, indem die Injection sofort nach dem Tode ausgeführt wurde. Für die Untersuchungen an menschlichen Organen muss sogar eine beginnende Fäulniss als alterirend in Rechnung gebracht werden.

Ferner sind zu berücksichtigen die äusseren und inneren Gestaltveränderungen der Organe, welche stattfinden, wenn dieselben, durch Eröffnung der sie einschliessenden Höhlen oder gar durch vollkommenes Herausnehmen aus dem Körper, aus dem System allseitig einwirkender Druck- und Zugkräfte, unter welchen sie entstanden sind und gelebt haben, entfernt werden. Zur Beschränkung dieser Fehler wurde möglichst in situ naturali injicirt. Die Lungen wurden daher ohne Eröffnung der Brusthöhlen injicirt: zuerst die Trachea und dann vom allein eröffneten Herzbeutel aus die Lungenarterien und Lungenvenen. Die Aorta thoracica und die Herzarterien wurden ebenfalls bei geschlossenen Brusthöhlen, von der Aorta abdominalis

Digitized by Google

aus, injicirt; desgleichen auch die Venen des Thorax und Herzens, deren Injection von der V. jug. ext. aus geschah, nachdem vorher mit einer langen, möglichst weiten und entsprechend gebogenen Glasröhre das flüssige und geronnene Blut aus dem rechten Vorhof und Ventrikel durch Aspiration grösstentheils entfernt worden war. Die V. cava inf. muss dabei vorher, von der Bauchhöhle aus, oberhalb der Leber unterbunden worden sein.

Die Erwärmung geschah in nie über 45° zeigendem Wasser.

Die nach der Herausnahme aus dem Körper injicirten Organe ergaben viel mehr Ausnahmen von den unten aufgestellten Regeln, zumal an den Randtheilen, wo sich dann auch Biegungen der Blutgefässäste in der Continuität derselben zeigten.

Ein weiterer, zu beachtender Umstand ist der, dass die Venen, zumal die Nierenvenen, älterer Individuen in prall gefülltem Zustande so dick sind, dass sie die in ihrer Nähe verlaufenden, und [**208**] von der eben vorhergegangenen Injection noch mit weicher Masse erfüllten Arterien stark verbiegen und so Formen derselben erzeugen, welche nicht physiologisch sein können, da eine dauernd pralle Füllung der inneren Venen normal nicht besteht.

§ 4. Es ist nun zu erörtern, wie weit überhaupt die Injection mit erstarrenden Massen fähig ist, uns die Gestalt des Gefässlumens während des Lebens zu zeigen.

Wenn man erwägt, dass in der Zeit des Erstarrens der Injectionsmasse die Propulsionsbewegung derselben längst aufgehört hat, so erhellt, dass die Injection uns die Gefässe blos im ruhend gefüllten, und daher in jedem Querschnitt der Kreisform möglichst genäherten Zustande zeigt, während von der Gestalt, welche der hier Strudel bildende, dort anprallende, da sich verbreiternde und dort sich zusammenziehende Blutstrom vielleicht hervorbringt, nichts zu erkennen sein wird; es sei denn dass Anpassungen der Gefässwand und ihrer Umgebung an diese Stromformen stattgefunden hätten, welche so fest wären, dass sie durch den ausgleichenden Seitendruck der Injection nicht oder wenigstens nicht ganz überwunden würden. Dies würde um so eher der Fall sein, je weniger der Injectionsdruck den physiologischen Blutdruck des Organes übersteigt.

Digitized by Google

Es folgt daraus, dass man zwar aus einem runden Querschnitt des Abgusses nicht auf die gleiche Gestalt desselben während des Lebens schliesen darf, dass aber umgekehrt eine von der Kreisform abweichende Gestalt des Querschnittes der Abgüsse auf ein physiologisches Bedingtsein und auf ein Bestehen während des Lebens hinweist, falls nämlich die Erscheinung constant ist und ihrer Natur und den Umständen nach nicht auf äussere Einwirkungen zurückgeführt werden kann.

Hoher Injectionsdruck wird aber nicht blos den Querschnitt abrunden, sondern denselben auch, je nach der Festigkeit der Wandung, mehr oder weniger vergrössern. Da nun die „Verzweigungsstellen" der Arterien festere, dickere Wandungen haben, als der „Verlauf" der Gefässe, so wird letzterer vorzüglich betroffen werden; dies wurde in der Weise durch die Erfahrung bestätigt, dass die durch Injection erhaltenen Resultate, welche eine vom Ursprung des Gefässes an allmählich eine Strecke weit stärker werdende Erweiterung ergaben, mit den Befunden an nicht injicirten, aufgeschnittenen entsprechenden Gefässen der anderen Körperhälfte oder anderen Individuen verglichen wurden. Diese Alterationen entstehen schon bei einem Drucke, welcher noch keine deutlichen Verlängerungen und ent- [**209**] sprechende Schlängelungen hervorzubringen vermag. So schwer es daher ist, sie zu vermeiden, so ist es bei der wasserähnlichen Dünnflüssigkeit der angewandten Masse schliesslich doch gelungen, zu hohen Injectionsdruck vollkommen auszuschliessen [1]).

Nach der Injection muss das Organ bis zur vollendeten Erstarrung vollkommen unverändert in seiner natürlichen Lage erhalten werden, wenn nicht Verbiegungen entstehen sollen. Die Erstarrung pflegt selbst bei Anwendung kalten Wassers nicht vor 6 Stunden beendet zu sein, da sie nicht durch die Abkühlung allein bedingt ist.

[1]) Zum Schutze vor der Wirkung zu starken Injectionsdruckes schneidet man am besten an peripheren Theilen der betreffenden Organe oder Glieder einige flache Stücke ab. Die dadurch eröffneten feinen Gefässe dienen einmal als Sicherheitsventile, indem bei zu praller Füllung ein Theil der Injectionsmasse aus ihnen ausfliesst; bei einiger Aufmerksamkeit aber erkennt man vorher schon am ersten Ausfliessen, dass das Object bereits genügend gefüllt ist. Man darf jedoch die Gefässausgüsse der unmittelbaren Umgebung dieser Stellen nicht zu Messungen verwenden.]

Digitized by Google

Vom Momente der vollkommenen Erstarrung dagegen an können auf die Präparate keine Fehler bildenden, sondern nur zerstörende Kräfte eingewirkt haben, denn die genannte Masse ist bis zu einer Temperatur von 18° als Maximum vollkommen unbiegsam[1]), und das Wasser, in welchem die Präparate bis nach der Messung aufbewahrt wurden, hat die Temperatur von 14° nie überschritten.

§ 5. Messungen der Gefässe, welche, um die Genese zu studiren, an der Area vasculosa und dem Amnion des Hühnchens bis zum 9. Brüttage vorgenommen wurden, geschahen an Präparaten, welche mit 1/4 procentiger Ueberosmiumsäure gehärtet und nur möglichst kurze Zeit zur Aufhellung in gut verharztem Terpentin gelassen waren. Trotzdem aber können die Resultate dieser Messungen natürlich keinen Anspruch auf ähnliche Naturwahrheit machen, wie die an Corrosionspräparaten gewonnenen.

§ 6. Noch müssen berücksichtigt werden die Fehlerquellen und Fehlergrössen, die aus den angewandten Methoden des Messens sich ergeben.

Die Dicke der Gefässe von weniger als 2,6 Mm. Durchmesser wurde microscopisch gemessen; und da dabei die Fehlergrösse durch Einstellung, Seitenverschiebung des Oculars und schräge Projection nicht wohl einen halben Theilstrich des Ocularmicrometer überschritten haben kann, das Objectiv aber stets so stark gewählt wurde, dass der schwächste Ast wenigstens 10 Theilstriche deckte, so beträgt das Maximum der aus diesem Acte des Messens hervorgehenden Fehlergrösse 1/20, welchem im Durchschnitt aber nur etwa 1/35 entsprechen dürfte.

Die Stärke der 2,6 Mm. und darüber im Durchmesser haltenden Gefässe wurde mit einem gut justirten Tasterzirkel aufgenommen und unter Auflegen auf einen in halbe Millimeter getheilten Maassstab unter Loupenvergrösserung abgelesen. Das Maximum der Fehlergrösse kann hier 1/15, das Mittel etwa 1/25 betragen.

Die Winkelmessung geschah microscopisch mit einem Gonio-
[**210**] meterocular vereinfachter Construction, macroscopisch durch

[1]) Die Masse eignet sich daher nicht zur Herstellung von Dauerpräparaten, da die frei aufgehobenen Gefässbäume in der Sommerwärme zusammensinken. Bei geringerem Zusatz von Wachs werden sie in dieser Hinsicht haltbarer, aber zugleich auch spröder.]

Digitized by Google

Anhalten eines genau gearbeiteten Winkels mit verstellbaren Branchen und Uebertragen auf einen Transporteur. Die Fehlergrösse, die sich aus dem Bau der Messinstrumente ergiebt, umfasst hier einen halben Grad. Da es bei den Winkelmessungen aber darauf ankommt, dass die Verzweigungsebene der Gefässe genau parallel ist der Winkelebene des Goniometer, so ist die Genauigkeit des Resultates direct abhängig von der Uebung des Messenden. Wir glauben als Maximum der vorgekommenen Winkeldifferenz beider Ebenen 10° bezeichnen zu können, wobei dann das Fehlermaximum, wenn die Drehung als um einen der Schenkel des Winkels erfolgt, angenommen wird, bei Winkelgrössen von 45° liegt und — 26′ beträgt, nach der leicht zu entwickelnden Formel

$$\mathrm{tg}x = \mathrm{tg}\alpha \cos\varphi.$$

In dieser Formel bezeichnet α den Astwinkel und x die Projection desselben bei der Drehung um φ Grad. Wenn die Drehung als um eine in der Verzweigungsebne gelegne Senkrechte zu einem der Schenkel angenommen wird, liegt das Maximum gleichfalls bei 45° und beträgt + 26′ nach der Formel

$$\mathrm{tg}x = \frac{\mathrm{tg}\alpha}{\cos\varphi}.$$

Von 45° an nimmt die Fehlergrösse nach beiden Seiten hin rasch ab, und man ersieht aus der Vorzeichnung, dass bei gleichzeitiger Drehung nach diesen beiden Richtungen die Fehler beider sich gegenseitig verringern, eventuell aufheben.

Die Fehlergrösse der Winkelmessungen wird noch beträchtlich gesteigert durch den Umstand, dass die Gefässe am Ursprung resp. an der Vereinigungsstelle nicht parallel contourirt sind, wozu noch kommt, dass viele Gefässe nicht gleich in ihrer definitiven Richtung entspringen, sondern dieselbe erst durch allmähliche Biegung erlangen. Durch diese Momente wird die Fehlergrösse von 1° auf 2°, ja manchmal noch mehr erhöht, so dass sie im Mittel $^1/_{16}$, im Maximum bei geringen Ablenkungen des Stammes $^1/_3$, selbst $^1/_2$ erreichen kann. Wie in diesen Fällen verfahren wurde, um ausser durch Repetition der Messung die Fehler zu verringern, kann erst nach genauer Beschreibung der Gestalt der Gefässverzweigungen mitgetheilt werden (s. § 56).

Digitized by Google

§ 7. Für die Wahl des Untersuchungsmaterials war der Zufall entscheidend; doch glaube ich dem Principe der Vollständigkeit der Untersuchungen annähernd Genüge geleistet zu haben, indem ich vom [**211**] Menschen 6 Lebern Erwachsener, 2 Kindslebern, 7 Nieren Erwachsener und 2 Kindsnieren, 2 Milzen Erwachsener und 1 Kindsmilz, 4 Aorten, 2 mal die Extremitätenarterien, 3 mal die Gehirnarterien, 2 mal die Arterien des Kopfs, 3 mal die Herzarterien und Venen, 2 mal die Thorax- und Oberarmvenen, 2 Lungen Erwachsener und 1 Kindslunge mit Corrosionsmasse injizirt und untersucht habe. Dazu kommen noch Vergleiche an vielen Organen, deren Gefässe blos mit der Scheere aufgeschnitten wurden, und an mit Wachs injicirten Hirnhäuten, Därmen und Extremitäten.

Von Thieren wurden injicirt: Die Lebern von 2 Kaninchen, 2 Katzen und 1 Meerschweinchen; 2 Kaninchen- und 1 Katzenaorta, 2 Kaninchenmilzen, die Lungen- und die Extremitätenarterien eines Kaninchens, sowie eine Krokodilleber. Auch hier stehen den Corrosionsresultaten eine grosse Anzahl von Inspectionen natürlich injicirter flächenhafter Organe und mit der Scheere aufgeschnittener Gefässe ergänzend und controlirend zur Seite.

II. Morphographie der Blutgefässverzweigungen und -Verbindungen.

A. Richtungsverhältnisse.

§ 8. Regel I: Die Axe des „Ursprungstheiles" jedes Arterienastes liegt in einer Ebene, welche durch die Axe des Stammgefässes und den Mittelpunkt der Ursprungsfläche des Astes bestimmt ist.

Diese **„Verzweigungsebene"** *κατ' ἐξοχήν* soll im Folgenden der leichteren Verständigung halber als **„Stammaxen-Radialebene"** bezeichnet werden, wobei unter Radius speciell der durch das Loth von der Mitte der Ursprungsfläche des Astes auf die Axe des Stammgefässes dargestellte verstanden ist. Bei Betrachtung in einer der Stammesaxe paral-

Digitized by Google

lelen Richtung muss der Ast nach dieser Regel also immer die Richtung dieses Radius zeigen (s. Tafel I Fig. 1 und Nr. 1, Textfigur S. 234).

Die Regel gilt fast ausnahmslos für die Arterien derjenigen Organe, welche wenn auch geringen Volumensschwankungen, so doch nicht bedeutenden Gestaltveränderungen während des Lebens [**212**] ausgesetzt sind: So für die Arterien der Nieren, der Milz, der pia und dura mater, für den Ursprung der meisten Intercostalarterien, für den Gefässhof des Hühnchens, ja im Allgemeinen selbst für die Lungenarterien; ausserdem noch für die Verzweigungen der V. port., welche auch in den folgenden für die Arterien ausgesprochenen Regeln immer mit einbegriffen sind, soweit nicht Unterschiede besonders hervorgehoben werden. Dagegen zeigen die Aeste der zwischen Muskeln verlaufenden Arterien der Extremitäten, des Halses, der Bauchwand, weniger der Gedärme, auch bei Injection in physiologischer Ruhestellung eine beträchtliche Anzahl, etwa 20 Procent, Ausnahmen: Ein Verhalten, das sich bei diesen Gefässen für die folgenden Regeln wiederholt und noch steigert. Bei flüchtiger Betrachtung scheint die Zahl der Ausnahmen an diesen Localitäten noch grösser, da ein grosser Theil der Aeste, welche seitwärts von der Stammaxen-Radialebene verlaufen, doch in ihr entspringt und nur gleich nach dem Ursprung sich seitwärts aus ihr herausbiegt.

Eine der evidentesten und, wie es scheint, ziemlich constanten Ausnahmen bilden die Arterien einer Localität, an welcher die stattfindenden Gestaltveränderungen durch Bewegung der Theile nicht eine genügende Veranlassung bieten, nämlich an der hinteren Biegung des Arcus aortae. Die daselbst entspringenden, sogleich seitwärts verlaufenden feinen Arterien weichen mit ihrem Ursprunge schon an 70° aus der Stammaxen-Radialebene ab. Ein ähnliches Verhalten kommt an Aa. lumbales vor.

§ 9. Die Einmündung der Venen in einen Stamm geschieht im Allgemeinen in einer den beschriebenen Verhältnissen der Arterienverzweigungen entsprechenden Weise, indem die Axe des Einmündungsstückes des Astes in ihrer geradlinigen Verlängerung die Axe des Stammes schneidet. Doch sind hiervon Abweichungen, namentlich geringeren Grades nicht selten und kommen selbst an den Drüsenvenen vor.

Digitized by Google

§ 10. Regel IIa.: Bei der Abgabe eines Astes zeigt sich der Arterien-Stamm von seiner bisherigen Richtung abgelenkt.

Eine solche Ablenkung des Stammes ist blos wahrnehmbar, wenn der definitive Durchmesser des Astlumens wenigstens $^2/_5$ dessen des Stammes beträgt.

Es ist hierbei und auch im Folgenden immer bei jeder Verzweigung das schwächere Gefäss als der **„Ast"** und das stärkere als die **„Fortsetzung des Stammes"** angesehen worden.

[**213**] Diese Verhältnisszahl $^2/_5$ hat blos die Bedeutung eines Mittelwerthes, denn es kommt vor, dass bei $^1/_3$ keine Ablenkung vorhanden ist, während sie bei einer Aststärke von $^1/_3$ des Stammdurchmessers deutlich ausgesprochen sein kann, da ausser der relativen Stärke des Astes noch andere Factoren die Ablenkungsgrösse des Stammes bestimmen.

Dass aber die Ablenkung des Stammes bei der Theilung eine Function der Astabgabe und nicht umgekehrt die Astabgabe eine Function der Ablenkung des Stammes ist, geht daraus hervor, dass Astabgaben ohne gleichzeitige Ablenkung des Stammes vorkommen. Wir werden daher im Folgenden immer die Ablenkung des Stammes als in Abhängigkeit von den Verhältnissen des Astes, nicht umgekehrt, darstellen und werden ausserdem in § 32 Gelegenheit erhalten, einen noch zwingenderen Grund für diese Auffassungsweise anzuführen.

Evidente Ausnahmen von dieser Regel kommen vor, und zwar besonders in muskulösen Theilen und am Rande der Leber, indem sich in diesen Theilen der Stamm zuweilen gerade fortsetzt, trotz der Abgabe eines relativ starken Astes. Es ist noch nicht ermittelt, ob diese Erscheinung am Leberrande physiologisch oder artificiell ist.

§ 11. Für die Venen besteht wieder eine entsprechende Regel, indem der durch die Vereinigung zweier Venen gebildete Stamm von der Richtung beider Gefässe abweicht. Diese Abweichung findet hier schon statt, wenn der Durchmesser des schwächeren Gefässes im Mittel auch nur $^1/_4$ vom Durchmesser des stärkeren beträgt.

§ 12. Regel IIb.: Die bezügliche Ablenkung des

Digitized by Google

Arterien-Stammes erfolgt in der Weise, dass seine Axe in der durch die Ursprungsstelle des Astes bestimmten Stammaxen-Radialebene verbleibt.

Die Lage des Mittelpunktes der Ursprungsstelle des Astes zur Axe des Stammes ist also nicht blos bestimmend für die Ursprungsrichtung des Astes, sondern auch für die Richtung der abgelenkten Fortsetzung des Stammes. Ausnahmen von dieser Regel sind selbst an den Extremitäten nicht häufig; und, wenn man sie an Drüsen findet, kann man sicher sein, dass sie durch fremde äussere Einwirkungen bedingt sind. Wenn darauf geachtet wird, wird man in diesen letzteren Fällen noch weitere Spuren solcher Einwirkungen an der Nachbarschaft dieser Stellen [**214**] bemerken, nämlich Ausnahmen von noch anderen, im Folgenden aufzuführenden Regeln, welche Ausnahmen alle nach einer Richtung hin liegen und so auf eine gemeinsame Ursache hinweisen, an anderen, besser gelungenen Präparaten aber fehlen.

Die normale Krümmung der Oberfläche des Körpers und der einzelnen Organe kommt für die „Verzweigungen" der in ihr verlaufenden Arterien nicht in Betracht, da die „Verzweigungsstellen" im Verhältniss zur Krümmung zu klein sind.

Es muss besonders hervorgehoben werden, dass diese und auch alle noch folgenden Regeln [über die Richtungs- und Gestaltungsverhältnisse der „Verzweigungen" der Blutgefässe an sich eben nur für die „Verzweigungsstelle" selber gelten, somit] nur auf ein Anfangsstück jedes Gefässes nach der Theilung sich beziehen, welches nicht länger [sondern meist erheblich kürzer] als der Querdurchmesser des betreffenden Gefässes ist und welches unten als „Ursprungskegel" bezeichnet wird (s. § 39 ff.[1]).

[1]) W. Krause hat offenbar diese hier ausgesprochene Einschränkung nicht beachtet, da er (in seinem Handbuche der menschl. Anatomie III. Aufl. 1879. Bd. II. S. 553) angiebt, meine Regeln träfen „nur im Allgemeinen" zu, und hat daher statt des „Verästelungswinkels", wie es leicht geschieht, den „Verlaufswinkel" (s. S. 15 und 26) gemessen. Für den ersteren, um den es sich hier handelt, kann man eine solche Ein-

Digitized by Google

[Die gleiche Beschränkung gilt auch für die Regeln über die Richtungs- und Gestaltungsverhältnisse der „Vereinigungsstellen der Venen.

Der „Verlauf" der Gefässe nach dem Ursprung resp. nach der Vereinigung von Gefässen erfolgt dagegen, wie unten mitgetheilt wird, sehr oft abweichend von den an den Ursprungs- und resp. Vereinigungsstellen gewonnenen Richtungen.]

§ 13. Für die Venen lautet die entsprechende Regel: Die Axe des aus der Vereinigung zweier Venen hervorgehenden Stammes liegt in der durch die Axen der beiden Gefässe bestimmten Ebene, [welche als **„Vereinigungsebene"** bezeichnet werden soll.]

Hierbei ist natürlich die Erfüllung der Regel I, § 9 die nothwendige Voraussetzung, da sonst überhaupt keine Ebene durch die beiden Axen gelegt werden kann. Kleine Abweichungen sind auch hier wieder, wie von Regel I, ziemlich häufig.

§ 14. Regel IIc.: Die Ablenkung des Stammes erfolgt nach der dem Aste „entgegengesetzten" Seite.

Ausnahmen von dieser Regel sind sehr selten und kommen blos an den „Muskelarterien" vor (s. S. 10).

§ 15. Für die Venen hat diese Regel gleichfalls Giltigkeit und lautet hier:

Der durch die Vereinigung zweier Venen entstehende Stamm weicht von der Richtung

---

wendung mit einigem Rechte nur bezüglich der, feinere, quantitative Verhältnisse betreffenden Regeln 3, 4 und 5 machen, da die sie bedingenden hydrodynamischen Verhältnisse häufig durch Variationen anderer hydrodynamischer Factoren, wie Verschiedenheiten des Circulations-Widerstandes in dem zugehörigen peripheren Gebiete quantitativ alterirt werden können. Die in den anderen Regeln normirten Verhältnisse sind dagegen durch so kräftige gestaltende Componenten bedingt, dass ihre Wirkung nur sehr selten durch andere gestaltende Momente ganz verwischt wird. Die Aufgabe der causalen Forschung aber ist es, alle Componenten zu ermitteln und jede in ihrem Wirkungsbereiche festzustellen, auch wenn eine solche durch andere Componenten in dem Hervortreten ihrer Wirkung mehr oder weniger beeinträchtigt wird.]

Digitized by Google

des stärkeren beider Gefässe nach der des schwächeren hin ab.

§ 16. Regel IId.: Die Ablenkung des Arterien-Stammes ist stets geringer als die Abweichung des Astes von der ursprünglichen Stammes-Richtung.

Ausnahmen von dieser Regel finden sich wieder blos an den „Muskelarterien" in dem in § 8 angegebenen Sinne.

§ 17. Für die Venen erhält die Regel folgende Form: Der aus der Vereinigung zweier Venen hervorgehende Stamm weicht weniger von der Rich- [**215**] tung des stärkeren beider Gefässe ab, als von der des schwächeren.

§ 18. Die einzelnen Bestimmungen der Regel II zusammengefasst, lautet sie für Arterien (s. Fig. 9):

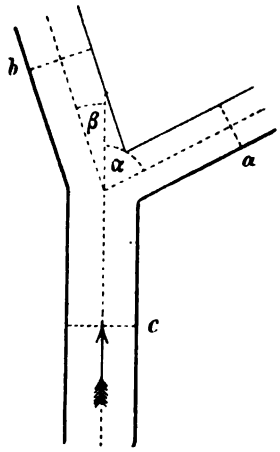
Bei der Abgabe eines Astes, dessen Durchmesser im Lichten $^2/_5$ des Stammesdurchmessers überschreitet, zeigt sich der Arterien-Stamm von seiner ursprünglichen Richtung innerhalb der Stammaxen-Radialebene abgelenkt; diese Ablenkung erfolgt nach der dem Aste entgegengesetzten Seite und ist stets geringer, als die Abweichung des Astes von der ursprünglichen Stammesrichtung.

Für Venen:

Der durch die Vereinigung zweier Venen hervorgehende Stamm weicht innerhalb der „Vereinigungsebene" beider Gefässe von der Richtung des stärkeren nach der des schwächeren hin ab, wofern der Durchmesser des schwächeren Gefässes $^1/_4$ vom Durchmesser des stärkeren überschreitet. Diese Abweichung erfolgt in der Weise, dass die Richtung des Stammes der des stärkeren Gefässes näher steht als der des schwächeren.

Digitized by Google

§ 19. Regel III: Die Grösse der Ablenkung, welche der Arterien-Stamm in Regel II entsprechender Weise bei der Astabgabe erfährt, wächst mit der relativen Stärke des Astes.



Hierbei ist die Stärke des Astes auf die der Fortsetzung des Stammes bezogen. Wir wollen, wie in nebenstehender Figur, den Durchmesser des Astes mit **a**, den der Fortsetzung des Stammes mit **b** bezeichnen und α den **„Ast-Winkel“** — kurz statt „Astursprungswinkel“ —, das heisst den Winkel, welchen der Ursprungstheil des abgehenden Astes mit der vorherigen Stammesrichtung macht, und β den **„Stammwinkel“** welchen die Fortsetzung des Stammes unmittelbar nach der Astabgabe mit dieser Richtung bildet, nennen, wobei dann $\alpha + \beta$ den **„Verästelungs-Winkel“** darstellt.

[Es geschieht leicht bei flüchtiger Betrachtung der Gefäss-Ausgüsse (s. Taf. I Fig. 10) und stets bei Besichtigung der äusseren Contouren der Wandungen verästelter Gefässe, dass man als Verästelungswinkel den Winkel auffasst, welchen die Verlaufsstrecken des bereits getheilten Gefässes mit einander bilden. Dieser letztere sei zur Unterscheidung von jenem als Gefässverlaufswinkel oder kurz als **„Verlaufswinkel“** bezeichnet.

Es ist nöthig, beide stets streng zu unterscheiden, weil jeder von ihnen durch andere Momente überwiegend beeinflusst wird. Der Verlaufswinkel könnte entsprechend dem Verästelungswinkel in einen Astverlaufswinkel und einen Stammverlaufswinkel zerlegt werden, beide gemessen bis zur Richtung des noch ungetheilten Stammes. Doch hat diese letztere Unterscheidung weniger Bedeutung, weil beide nur durch die Ast- und Stamm-Ursprungswinkel in direkter Beziehung zu einander stehen, und dies auch nur, wenn Stamm- und Astverlauf die Richtung des Ursprungs fortsetzen; im Uebrigen aber sind beide in hohem Grade unabhängig

Digitized by Google

von einander und können daher durch äussere Einwirkungen in verschiedener Weise variiren. Auch fallen die Verhältnisse des Verlaufs der Gefässe nicht in den Rahmen unseres Themas.]

Es sind nun unsere Messungen nach α zu ordnen, um Reihen zu erhalten, in welchen α entweder ganz gleich ist oder nur innerhalb der [**216**] Fehlergrenze variirt; alsdann können wir sehen, ob innerhalb dieser Reihen der Regel entsprechend die zugehörigen β mit der Grösse des Quotienten $\frac{a}{b}$ zugleich wachsen.

Es sind in den folgenden Tabellen die Grössen vom Durchmesser des Stammes vor der Verästelung und von a und b nicht mit aufgeführt, einerseits um nicht unnöthiger Weise den doppelten Raum in Anspruch zu nehmen und die Uebersicht nicht zu erschweren; andererseits weil diese Zahlen noch in mehrfacher anderer Hinsicht verwerthbar sind, welches zu thun ich mir selbst vorbehalten möchte; es sind daher hier blos die allein zum Beweise der vorstehenden Regel nöthigen Zahlen für α, β und $\frac{a}{b}$ mitgetheilt.

Die erste Tabelle enthält vermischt die Messungen von Herz-, Lungen- und Nierenarterien und Aesten der V. port. zweier Menschen sowie von Aesten der Aorta eines Kaninchens.

Von 60 Messungen stehen 2 der Grösse ihres α nach vereinzelt, d. h., sie haben in Bezug auf diese Grösse unter der beschränkten Zahl unserer Messungen keine Nachbarn und können daher nicht mit in Rechnung gezogen werden; von den übrigen 58 sind 18, also 31 Procent, Ausnahmen, von welchen die letzten 14 zugleich auch in irgend einer Art gegen Regel II verstossen.

Die zweite Tabelle enthält Messungen vom Dotter- und Amnionkreislauf des Hühnereiembryo bis zum 9. Tage und zeigt unter 46 Messungen 4 der Grösse des α nach vereinzelt stehende und unter den 42 übrigen 13 Ausnahmen, also wieder 31 Procent.

Die dritte Tabelle enthält die Messungen sämmtlicher Aeste der Nieren eines Kaninchens bis herab zur Stärke von 0,2 Mm. und ergiebt unter 69 Messungen 5 vereinzeltstehende und blos 3, also 5 Procent Ausnahmen.

Digitized by Google

Man ersieht aus einem Vergleiche dieses Resultates mit dem der ersten Tabelle, dass die Regelmässigkeit in dem Verhältniss der Grösse der Ablenkung des Stammes zur relativen Stärke des Astes innerhalb desselben Organes viel ausge-

Tabelle I.

Herz, Lunge, Niere, Vena portae.

α	a/b	β	α	a/b	β
18	0,83	14	55	0,33	7
18	0,88	17	54	0,61	10
			55	0,83	17
23	0,43	8			
23	0,72	14	60	0,45	15
23	0,80	18	60	0,55	27
22	0,88	19	57	0,87	39
22	0,95	21			
			66	0,75	27
24	0,66	11	68	0,83	48
24	0,85	18			
			83	0,38	4
25	0,57	16	86	0,44	9
25	0,77	18	76	0,86	32
			Vereinzelt:		
27	0,71	11			
27	0,91	20	90	0,43	34
27	0,91	21			
			102	0,43	4
36	0,40	15			
37	0,71	22	Ausnahmen:		
39	0,85	30			
			26	0,71	6
40	0,68	9	46	0,83	6
40	0,83	25	48	0,91	6
			60	0,50	12
42	0,81	28			
42	0,83	32	17	0,83	19
			44	0,74	0
43	0,77	29	15	0,80	28
43	0,81	33	23	0,98	14
			16	0,83	20
49	0,71	10	27	0,87	33
48	0,88	11	20	0,83	33
			16	0,94	23
46	0,69	14	62	0,91	39
44	0,88	22	67	1,00	30
			76	1,00	18
50	0,58	17	32	0,87	8
51	0,86	29	15	0,73	13
			27	0,91	36

Tabelle II.

Area vasculosa des Hühnchens.

α	a/b	β	α	a/b	β
38	0,23	16	Vereinzelt:		
38	0,76	27			
			29	0,45	18
45	0,37	14	32	0,54	24
45	0,66	19	35	0,47	28
			40	0,39	35
45	0,43	31			
46	0,59	35	Ausnahmen:		
46	0,87	37			
			49	0,43	22
50	0,18	6	53	0,59	13
49	0,90	23	54	0,51	19
			62	0,34	6
51	0,37	6	62	0,34	8
51	0,41	8	62	0,26	15
			62	0,23	16
60	0,26	19	63	0,45	16
60	0,41	37	64	0,47	20
			65	0,43	45
63	0,25	16	66	0,50	32
64	0,31	20	74	0,37	11
66	0,47	32	75	0,29	10
70	0,33	8			
71	0,66	22			
75	0,31	10			
74	0,33	14			
77	0,20	20			
78	0,38	25			
76	0,83	30			
80	0,50	18			
81	0,52	20			
80	0,59	27			
80	0,77	39			
88	0,36	20			
82	0,50	42			

Digitized by Google

Tabelle III.

Niere eines Kaninchens.

α	$\frac{a}{b}$	β	α	$\frac{a}{b}$	β
20	0,78	13	43	0,41	3
21	0,84	14	45	0,55	6
22	1,00	20	45	0,69	12
			45	0,94	28
29	0,50	2			
28	0,87	17	48	0,86	31
			48	0,93	40
30	0,60	2	46	0,99	46
28	0,85	22			
			49	0,76	26
31	0,83	7	50	0,89	39
30	0,91	10			
			50	0,50	8
32	0,90	10	50	0,64	17
31	0,91	12			
			52	0,77	6
32	0,40	5	52	0,99	17
33	0,71	30			
			54	0,62	9
35	0,66	12	52	0,83	15
34	0,92	20			
34	0,94	26	53	0,42	15
35	0,99	32	53	0,58	11
			52	0,59	15
35	0,64	10			
35	0,80	28	56	0,50	0
35	0,93	31	58	0,65	12
			58	0,78	15
36	0,83	21			
35	0,91	35	63	0,45	6
			60	0,60	16
37	0,86	6	62	0,54	20
37	0,88	16			
			68	0,80	16
38	0,59	10	68	0,83	17
38	0,83	22			
40	0,91	33	71	0,62	5
			72	0,76	20
41	0,54	6			
41	0,88	30	**Vereinzelt:**		
			82	0 84	40
42	0,46	3	100	0,83	25
42	0,60	15	67	0,80	65
43	0,76	17	65	0,66	17
42	0,96	37	24	1,00	24
			Ausnahmen:		
			61	0,59	0
			50	0,77	15
			36	0,69	29

Tabelle IV.

Venen.

γ	$\frac{a}{b}$	β
34	0,33	11
31	0,74	12
41	0,29	8
42	0,38	12
40	0,50	16
37	1,00	18
53	0,29	15
50	0,37	16
56	0,60	20
53	0,76	23
66	0,46	26
68	0,61	31
74	0,48	19
71	0,53	21
73	0,86	31
66	0,53	11
65	0,71	12
78	0,73	18
76	0,75	18
85	0,55	27
85	0,62	37
Vereinzelt:		
96	0,62	20
Ausnahmen:		
44	0,35	14
56	0,66	16
83	0,74	25

Digitized by Google

sprochener ist, als bei Zusammenstellung der Gefässe verschiedener Organe und Organismen.

Dem scheint sogleich zu widersprechen ein Vergleich mit den Resultaten von Tabelle 2. Hier hat man es aber, — abgesehen von den wenigen darunter befindlichen Amniongefässen, deren Entstehung wir nicht weiter beobachtet haben — in der Area vasculosa des Hühnereies mit einem einerseits noch nicht fertigen, zweitens aber einem Organe zu thun, dessen Blutbehälter erst allmählich, bei ursprünglich unseren Regeln ganz fremder Anlage nach dem Beginne der Circulation des Blutes, in einer diesen Regeln entsprechenden Weise umgestaltet werden. Es lässt sich durch Vergleichung verschiedener Stadien deutlich verfolgen, wie das in der Anlage regellose Netzwerk im Allgemeinen alternirend geordneter Blutgefäss-Maschen nach dem Beginn der Circulation zunächst in den centralen und dann, mit dem Wachsen des Gefässhofes auch in peripheren Theilen umgewandelt wird in der Weise, dass zuerst „durch eine vorwiegende Richtung und grosse [**219**] Weite charakterisirte Hauptbahnen" entstehen, welche dann an den Verästelungsstellen allmählich in den Regeln entsprechender Weise umgestaltet werden. Die den Dotter immer weiter umwachsende und blos feine Gefässe führende periphere Zone des Gefässhofes ist aber am 9. Brüttage noch vollkommen unregelmässig, weshalb wir sie gar nicht gemessen haben.

In einer Embryonalanlage von 5 Brüttagen und 15 Mm. Durchmesser, welche aber blos in einem Gefässhof ohne Embryo bestand, war der reine Maschencharakter ohne Hauptbahnen in den reich entwickelten Blutgefässen vollkommen erhalten[1]).

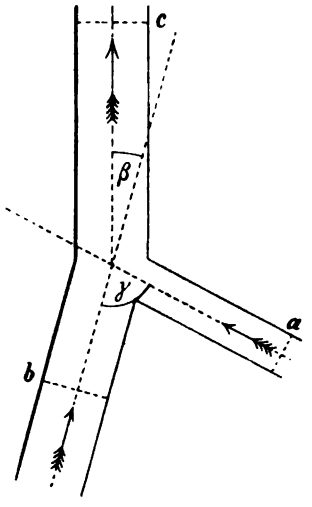
§ 20. Die 3 Tabellen zeigen noch, wenn innerhalb der Reihen die Wachsthumsgrössen der $\frac{a}{b}$ mit den entsprechenden der β verglichen werden, dass diese beiden Grössenreihen keineswegs in einem

[1]) Weiteres hierüber siehe in der schönen Arbeit von R. Thoma, Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystemes. Stuttgart 1893. Sehr gute Abbildungen von der Entwickelung der „Dottersackgefässe des Huhnes" finden sich in der rein descriptiven Abhandlung von Demetrius Popoff (Wiesbaden 1894, 12 Tafeln). Beide Autoren haben versäumt, auf meine früheren Beobachtungen hinzuweisen, siehe Nr. 1 S. 260.]

Digitized by Google

constanten, sondern in einem innerhalb der Grenzen unserer Regel sehr variablen Verhältnisse stehen; so dass die Grösse der Ablenkung des Stammes bei constantem Astwinkel nicht einfach als eine Function blos von $\frac{a}{b}$ angesehen werden kann, sondern von noch einem oder mehreren anderen Factoren sich abhängig zeigt.

§ 21. Tabelle 4 enthält Herz-, Lungen- und Hodenvenen und Verzweigungen einer Vena azygos des Menschen, so wie auch einige epigastrische Venen des Krokodil und zeigt unter 25 Messungen 2 vereinzelt stehende und 3, also 13 %, Ausnahmen. Sie beweist somit, dass bei der Vereinigung zweier Venen die der Regel II entsprechende Richtung des entstehenden Stammes um so mehr von der Richtung des stärkeren beider Gefässe abweicht, je stärker das schwächere Gefäss im Verhältniss zum stärkeren ist.



Es bedarf wohl nicht einer Erörterung, warum hier, an die Stelle des Astwinkels α der Arterien, der ganze Vereinigungswinkel der Venen γ getreten ist, während β beibehalten ist, da [**220**] es dieselbe Richtungsbeziehung ausdrückt, hier aber natürlich die Stellung des Scheitelwinkels zu dem β der Arterienverzweigungen einnimmt.

Zugleich ersieht man auch hier wieder, dass β bei constantem γ nicht überall in demselben Verhältniss mit $\frac{a}{b}$ wächst.

An den muskulösen Theilen des Körpers sind die Ausnahmen für Arterien und Venen so zahlreich, dass man bei ausschliesslicher Untersuchung dieser Theile nicht zur Auffindung einer solchen Regel hätte kommen können.

§ 22. Regel IV: Die Grösse der Ablenkung, welche der Arterien-Stamm in Regel II entsprechender Weise bei der Astabgabe erfährt, wächst mit der absoluten

Digitized by Google

Grösse der Abweichung des Astes von der ursprünglichen Stammes-Richtung.

Wenn man, um diese Regel zu erweisen, das Material der vorigen Tabellen nach dem Quotienten $\frac{a}{b}$ ordnet, so zeigt sich, dass derselbe blos innerhalb eines Verhältnisses von 1 : 2 schwankt. Da ausserdem bei einem Quotienten aus zwei Zahlen, von denen jede innerhalb einer bestimmten Fehlergrenze vom wahren Werthe abweichen kann, der Fehler ebenso wohl verdoppelt wie aufgehoben werden kann, so wird durch die Ordnung nach diesem Quotienten die Reihenfolge der wahren Werthe viel weniger genau hergestellt sein als im vorigen Paragraphen bei der Ordnung nach blos Einer Grösse, welche innerhalb eines Verhältnisses von 1 : 4 wechselte. Trotzdem stellte sich die Ordnung in die Regel erweisende Reihen meist ohne Benutzung dieser weiten Fehlergrenze her.

Die Messungen von Tabelle 1 ergeben jetzt nach Tabelle 5 von 60 Messungen 4 vereinzelt stehende und 22 also 40 % Ausnahmen. Etwas günstiger, als diese Mischung aus ganz verschiedenen Organen, stellen sich hier die Zahlen der Messungen am Dotter- und Amnionkreislauf, indem nach Tabelle 6 von 46 Messungen 1 vereinzelt steht und unter den 45 übrigen 9, also 20 %, Ausnahmen sind.

Grösser ist die Regelmässigkeit innerhalb der beiden Nieren des Kaninchens, wo unter 69 Messungen nach Tabelle 7 7 vereinzelt stehen und unter den übrigen 62 blos 7, also 11 % Ausnahmen, sich finden.

§ 23. Tabelle 8 giebt die entsprechende Zusammenstellung der Venen-Messungen von Tabelle 4 und zeigt unter 25 Messungen blos 1, also 4 % Ausnahmen, wodurch auf das evidenteste bekundet wird, dass: bei der Vereinigung zweier Venen die Richtung des entstehenden Stammes um so mehr von der Richtung des stärkeren beider Gefässe abweicht, je grösser die Richtungsdifferenz derselben ist.

§ 24. Auch die folgenden 4 Tabellen bekunden wieder die Mitwirkung noch unbekannter Factoren, da das Grössenverhältniss von

Digitized by Google

γ und β, resp. α und β, bei constantem $\frac{a}{b}$ kein constantes ist, sondern innerhalb der Grenzen unserer Regel sehr variirt.

Bezüglich der weiteren Ausnahmen von dieser Regel gilt das bei Regel III über das Verhalten der Muskelgefässe Gesagte.

Tabelle V.

Herz, Lunge, Niere, Vena portae.

$\frac{a}{b}$	α	β
0,88	18	17
0,91	27	20
0,91	27	21
0,88	23	19
0,88	44	22
0,86	51	29
0,87	57	39
0,88	48	11
0,86	76	32
0,85	24	18
0,85	39	30
0,83	18	14
0,83	40	25
0,83	68	48
0,83	46	6
0,83	55	17
0,80	23	18
0,81	42	28
0,81	43	33
0,77	25	18
0,75	31	22
0,77	43	29
0,72	23	14
0,75	66	27
0,71	26	6
0,71	49	10
0,68	40	9
0,69	46	14
0,66	24	11
0,71	37	22
0,50	52	6
0,50	60	12
0,43	23	8
0,43	90	34
Vereinzelt:		
0,61	54	10
0,53	113	8
0,45	60	15
0,38	83	4
Ausnahmen:		
0,91	48	6
0,58	52	5
0,58	50	17
0,57	25	16
0,44	86	9
0,43	102	4
0,40	36	15
0,33	55	7

Dazu noch die letzten 14 Ausnahmen von Tabelle I.

Tabelle VI.

Area vasculosa des Hühnchens.

$\frac{a}{b}$	α	β
0,76	38	27
0,87	46	37
0,83	76	30
0,76	80	39
0,69	60	17
0,66	71	22
0,59	53	13
0,59	80	27
0,54	32	24
0,59	46	35
0,51	54	19
0,50	82	42
0,50	59	16
0,50	80	18
0,52	81	20
0,45	29	18
0,47	35	28
0,43	45	21
0,43	49	22
0,41	60	37
0,43	60	45
0,41	51	8
0,38	68	9
0,37	45	14
0,38	78	25
0,37	51	6
0,37	74	11
0,36	88	20
0,34	62	6
0,33	70	8
0,31	75	10
0,29	75	10
0,34	62	8
0,33	74	14
0,18	50	6
0,20	77	20
Vereinzelt:		
0,14	91	20
Ausnahmen:		
0,66	45	19
0,47	64	20
0,50	66	32
0,40	39	14
0,39	40	25
0,26	60	19
0,26	62	15
0,23	38	16
0,23	62	16

Digitized by Google

Tabelle VII.

Niere des Kaninchens.

$\frac{a}{b}$	α	β
1,00	24	24
0,99	46	46
1,00	22	20
0,99	35	32
0,94	34	26
0,96	42	37
0,93	35	31
0,93	48	40
0,92	34	20
0,94	45	28
0,91	30	10
0,90	32	10
0,91	31	12
0,88	37	16
0,87	28	17
0,91	40	33
0,88	41	30
0,89	50	39
0,84	21	14
0,85	28	22
0,86	48	31
0,83	36	21
0,83	38	22
0,84	82	40
0,83	52	15
0,83	68	17
0,83	100	25
0,78	20	13
0,80	30	23
0,80	35	28
0,77	50	15
0,77	58	15
0,80	68	16
0,76	72	20
0,76	43	17
0,76	49	26
0,69	36	29
0,69	48	37
0,64	35	10
0,64	50	17
0,64	62	20
0,65	58	12
0,66	65	17
0,60	30	20
0,62	71	5
0,59	38	10
0,59	52	15
0,60	60	16
0,55	45	6
0,58	53	11
0,54	41	6
0,50	50	8
0,50	29	2
0,46	42	3
0,45	63	6
Vereinzelt:		
0,69	45	12
066	35	12
062	54	9
0,60	42	15
0,42	53	1,5
0,41	43	3
0,40	32	5
Ausnahmen:		
0,99	52	17
0,90	35	35
0,86	37	6
0,83	31	7
0,80	67	6,5
0,77	52	6
0,71	33	30

Tabelle VIII.

Venen.

$\frac{a}{b}$	γ	β
1,00	37	18
0,86	73	31
0,74	31	12
0,76	53	23
0,71	65	12
0,75	76	18
0,73	78	18
0,74	83	25
0,66	56	16
0,62	96	20
0,60	56	20
0,61	68	31
0,62	85	37
0,53	66	11
0,53	71	21
0,55	85	27
0,50	46	16
0,48	74	19
0,38	42	12
0,37	50	16
0,33	34	11
0,35	44	14
0,29	41	8
0,29	53	25
Ausnahme:		
0,46	66	26

Digitized by Google

§ 25. Aus den vorstehenden Regeln ergiebt sich, dass auch die für gerade gehaltene Aorta abdominalis bei Abgabe der grossen Aeste Ablenkungen erfahren muss, falls diese Aeste mehr als $^2/_5$ der Stärke der Fortsetzung der Aorta an Durchmesser haben. Letzteres ist aber beim erwachsenen Menschen nicht der Fall nach den wenigen Präparaten, welche ich davon anfertigen konnte; es erreichte an ihnen weder die A. coeliaca noch die mes. sup. diese Stärke vollkommen, sondern beide schwankten zwischen $^1/_3$ und $^2/_5$.

Anders bei einem einjährigen Kinde, bei welchem die A. mesent. sup. 3,0 Mm., die Fortsetzung der Aorta danach 5,1 Mm. Durchmesser zeigte; die letztere war 7°, die erstere 53° abgelenkt. Beim Ursprung der A. coeliaca betrugen die Durchmesser 2,4 Mm. für diese und 5,5 Mm. für die jedoch nicht abgelenkte Fortsetzung der Aorta, obgleich erstere unter 70° entsprang.

Ausgesprochener waren die Ablenkungen bei einem erwachsenen Kaninchen, welches zugleich den günstigen Umstand darbot, dass die A. renal. dextra durch zwei, auch noch Nachbartheile versorgende, Gefässe vertreten war, so dass die Nierenarterien aus von einander entfernten Querschnitten entsprangen. Die Verhältnisse waren hier die folgenden: Bei Abgang der Coeliaca mit 2,3 Mm. Durchmesser unter 44° ist die Fortsetzung der Aorta 2,63 Mm. stark und 22° abgelenkt.

Die Ren. dextr. sup. 1,2 Mm. unter 86°, die Aorta 2,60 Mm. stark und 9° abgelenkt.

Die Ren. sin. 1,4 Mm. unter 96°, die Aorta 2,47 Mm. und 8° abgelenkt.

Die Ren. dextr. inf. 1,1 Mm. unter 102°, Aorta 2,37 Mm. 4° abgelenkt.

Vom vorderen Theil des Arcus aortae kann beim Kinde ein gut Theil der Biegung mit der Abgabe der hier noch relativ stärkeren Aeste in Verbindung gebracht werden. So war bei dem erwähnten einjährigen Kinde, bei welchem zugleich die häufige Varietät bestand, dass der Truncus anonymus auch die [**224**] Carotis sin. abgiebt, beim Abgange des Truncus unter 20° und mit 7,2 Mm. Durchmesser, die Fortsetzung der Aorta, welche blos 7,0 Mm. stark war, 23° abgelenkt.

Digitized by Google

Ebenso war beim Abgange der 4,0 Mm. starken Subclavia sinistra unter 23°, die Aorta bei einer Stärke von 6,1 Mm. 10° abgelenkt.

§ 26. Die Ausnahmen von unseren Regeln anlangend, wollen wir zunächst erwähnen, dass wir dieselben keineswegs unbeachtet lassen oder gar wegwünschen wollen, denn wir schätzen in ihnen gerade das nicht wegzuwerfende Caput mortuum, welches bei gehöriger Beachtung auf die Spur neuer Gesetze führt. Ausserdem führen wir an, dass sie theils am Rande der Organe oder in den tiefer gelegenen Theilen der Organe an ganz schwachen, unter 0,3 Mm. Durchmesser haltenden Gefässen sich fanden; theils unter ganz eigenthümlichen Verhältnissen auftraten, welche sich in verschiedenen Organen immer mit den gleichen Abweichungen verbunden zeigten. Es kommt nämlich an den Verzweigungen der A. meningea media, an den Venen und kleinen Arterien der Pia mater des Cerebellum, an den Aa. und Vv. der Vorderfläche des Herzens, besonders des linken Ventrikels des Menschen und des Kaninchens, ferner an den 2 Hauptästen der Nierenarterie und an den Gefässen des Darmes vor, dass der bei der Astabgabe resp. Aufnahme abgelenkte Stamm gleich danach wieder in die ursprüngliche Richtung sich zurückbiegt, sei es, um wieder in eine Furche, aus welcher er durch die Ablenkung entfernt worden war, zurückzugelangen wie am Kleinhirn und Darm, oder aus einem anderen, uns unbekannten morphologischen Grunde. In all diesen Fällen zeigt sich die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe zu gering, geringer als unter den gleichen Astverhältnissen an anderen Verzweigungen, bei welchen der Stamm sich nach der Ablenkung nicht wieder in die ursprüngliche Richtung zurückbiegt.

Bei der Theilung der Iliaca communis in die Iliaca ext. und in die Hypogastrica ist die erstere gewöhnlich im Verhältniss zur letzteren viel zu wenig von der Richtung der Il. comm. abgelenkt, was sich vielleicht auf Zugwirkungen seitens des Schenkels, beim Strecken desselben, zurückführen liesse.

Wenn pathologische oder artificielle Schlängelungen vorhanden sind, finden sich den aufgestellten, sowie auch den noch folgenden Regeln entsprechende Verhältnisse nur ausnahmsweise.

Digitized by Google

Ebensowenig darf man aus Messungen an injicirten, aber nicht ausgeschälten Gefässen bestätigende oder verneinende [225] Schlüsse ziehen, denn nach dem Ausschälen zeigt sich in der Regel, dass die Winkel-Verhältnisse an der Verzweigungsstelle wesentlich andere sind, als sie beim Messen in der Gefässhaut gefunden wurden. Wer Winkelmessungen an Körpern ausgeführt hat, der weiss auch, wie sehr es hierbei auf genaues Erkennen der richtigen Contouren ankommt. Wer aber nicht die Genauigkeit meiner Angaben prüfen, sondern blos eine annähernde eigene Anschauung von den in den vorstehenden Regeln geschilderten Verhältnissen gewinnen will, der wird vielleicht schon von der einfachen Besichtigung von Herzoberflächen oder harter Hirnhäute oder gar von Gefässfurchen in der Glastafel sich befriedigt finden. [Ueber die Bestimmung der zu messenden Richtung siehe Nr. 1 S. 242].

§ 27. Bei nochmaliger Besichtigung der Tabellen zu den Regeln 3 und 4 lassen sich noch einige wichtige Verhältnisse daraus erkennen. Betrachtet man zunächst die Tabellen zu Regel 4, z. B. Tabelle 7 von den Nierenarterien, welche die grösste gefundene Regelmässigkeit darbot, noch einmal aber flüchtiger und blos unter Beachtung und Vergleichung der Wachsthumsgrössen der β mit den zugehörigen der α, so ersieht man, dass sie bei constantem $\frac{a}{b}$, wenn α annähernd sich verdoppelt, wie z. B. in der 8., 9. oder 10. Reihe, auch β sich verdoppelt. Auch aus allen übrigen Reihen ist ersichtlich, dass β immer fast in dem gleichen Verhältnisse wie α wächst. Der Quotient der Wachsthumsgrössen des Astwinkels und der damit verbundenen Wachsthumsgrössen der Ablenkung des Stammes, bei constantem Verhältniss der Stärke von Ast und abgelenktem Stamme ist also ceteris paribus eine annähernd constante Zahl und zwar annähernd gleich 1; oder kürzer ausgedrückt:

Regel V, a: Bei constantem Verhältniss der Stärke von Ast und abgelenktem Stamme wächst die

Digitized by Google

Ablenkungsgrösse des Stammes annähernd proportional der Ablenkung des Astes.

§ 28. Betrachtet man dagegen die entsprechende Tabelle 3, also das Variiren von β mit $\frac{a}{b}$ bei constantem α, so sieht man, um zunächst ein Beispiel zu nehmen, in der 14. Reihe bei α gleich 43^0 und $\frac{a}{b} = 0{,}417$ die Ablenkung des Stammes 3^0 betragen. Bei $\frac{a}{b} = 0{,}943$ dagegen beträgt die Ablenkung des Stammes 28^0. Also beim Wachsen der beiden Quotienten [**226**] $\frac{a}{b}$ um $\frac{0{,}943}{0{,}417} = 2{,}26$ wächst die Ablenkung des Stammes um $\frac{28}{3} = 9{,}3$; es wächst demnach hier $\beta \frac{9{,}3}{2{,}26} = 4{,}1$ mal so rasch als der Quotient beider $\frac{a}{b}$ gewachsen ist.

Rechnet man auf gleiche Weise alle Reihen durch und berücksichtigt dabei das in § 10 mitgetheilte Factum, dass eine Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe überhaupt erst eintritt, wenn der Ast wenigstens $^2/_5$ der Stärke der Fortsetzung des Stammes besitzt, so erhält man eine Einsicht in die bei verschiedenen Grössen von $\frac{a}{b}$ ganz verschiedenen Wachsthumsverhältnisse der β, und es zeigt sich einmal: dass, wenn $\frac{a}{b}$ blos in der Nähe von 1 variirt, der Quotient der Wachsthumsgrössen der β wenig über 1 ist, und demnach der Quotient aus der Wachsthumsgrösse von β dividirt durch die von $\frac{a}{b}$ auch nur wenig mehr als 1 beträgt. Je geringer die Abweichung der $\frac{a}{b}$ von 1 ist, um so mehr nähert sich auch der Quotient der β dem Werthe 1. Als Beispiel diene die 5. Reihe auf Tabelle 3:

bei $\frac{a}{b} = 0{,}909$ beträgt β 10^0

bei $\frac{a}{b} = 0{,}917$ beträgt β 12^0

Beim Wachsthum der $\frac{a}{b}$ um $\frac{0{,}917}{0{,}909} = 1{,}008$ beträgt das Wachsthum der $\beta \frac{12}{10} = 1{,}2$; also der Quotient aus beiden Wachsthumsgrössen $\frac{1{,}2}{1{,}008} = 1{,}19$.

Digitized by Google

Es würden nun für die Wachsthumsgrösse beider $\frac{a}{b} = 1.008$ Beispiele aus verschiedenen Gegenden der Werthe von $\frac{a}{b}$ angeführt werden müssen, um zu zeigen, wie sich daselbst das Wachsthum der zugehörigen β verhält. Für den kleinen Quotienten 1,008 mangelt es aber an Beispielen; wir nehmen daher einen grösseren und zwar ungefähr 1,5; zunächst aus Reihe 7 Tabelle 3:

[227] bei $\frac{a}{b} = 0{,}666$ ist $\beta = 12^0$

bei $\frac{a}{b} = 0{,}990$ ist $\beta = 32^0$.

Während also die $\frac{a}{b}$ um $\frac{0{,}990}{0{,}666} = \mathbf{1{,}5}$ wachsen, wachsen die β um $\frac{32}{12} = 2{,}7$. Der Quotient aus dem Wachsthum der β und dem der $\frac{a}{b}$ beträgt hier in der Nähe von 1 für $\frac{a}{b}$ also $\frac{2{,}7}{1{,}5} = \mathbf{1{,}8}$.

In Reihe 3 ist bei $\frac{a}{b} = 0{,}606$ $\beta = 2^0$

bei $\frac{a}{b} = 0{,}855$ $\beta = 22^0$

für ein Wachsthum der $\frac{a}{b}$ um $\frac{0{,}855}{0{,}606} = \mathbf{1{,}4}$ wachsen die β um $\frac{22}{2} = 11$; der Quotient aus beiden ist demnach hier bei grösserer Entfernung der $\frac{a}{b}$ von 1 gleich $\frac{11}{1{,}4} = 8$.

In Reihe 21 ist für $\frac{a}{b} = 0{,}5$ β schon $= 0^0$ (was zwar gewöhnlich erst bei 0,4 der Fall zu sein pflegt, für uns hier aber nicht in Betracht kommt), für $\frac{a}{b} = 0{,}781$ $\beta = 15^0$. Bei einem Wachsthum der $\frac{a}{b}$ von der Grenze der Ablenkungsfähigkeit, hier 0,5 bis 0,781, also um $\frac{0{,}781}{0{,}5} = 1{,}56$ wachsen die 0^0—15^0 also im Verhältniss von $\frac{15}{0} = \infty$; der Quotient aus den beiden Wachsthumsgrössen ist demnach $\frac{\infty}{1{,}56} = \infty$.

Die daraus sich ergebende Regel lautet:

Digitized by Google

Regel V, b: Bei constantem Astwinkel und gleichmässigem Wachsthumsverhältniss des Quotienten aus der Stärke des Astes dividirt durch die Stärke des Stammes während eines Wachsthums dieses Quotienten von 0,4—1 findet das zugehörige Wachsthum der Ablenkung des Stammes von 0° bis zur Grösse des Astwinkels, ähnlich der Abnahme einer [228] Cotangente von 0°—90°, anfangs sehr rasch, dann immer langsamer statt.

In diesen Regeln V ist unter „Stamm", wie leicht verständlich, die Fortsetzung desselben nach der Astabgabe zu verstehen.

Diese beiden Regeln sollen und können zur Zeit blos die fundamentale Verschiedenheit der Wirkung der Grösse des Astwinkels und der Wirkung des Verhältnisses von Ast- und Stammstärke auf die Ablenkung des Stammes zeigen; sind aber bei ihrer approximativen Bedeutung, zumal der ersteren, für weitere Schlüsse nicht verwerthbar, und werden es bleiben, so lange in Folge des Unbekanntseins der anderen mitwirkenden Factoren das Genauere innerhalb ihrer nicht festgestellt werden kann.

§ 29. Nach den mitgetheilten allgemeinen Regeln über die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe will ich im Folgenden kurz einige zugehörige Regeln über Specialfälle anführen, welche sich zwar theils durch Deduction aus diesen allgemeinen Regeln, theils durch Synthese mit Hülfe dieser Regeln gewinnen lassen, deren Bestehen ich aber durch Beobachtung besonders festgestellt habe, und die zugleich wegen ihres Vorkommens an bestimmten Localitäten in Zukunft besondere Beachtung verdienen und bei derselben reiche Aufschlüsse über die Wachsthumsverhältnisse der betreffenden Organe zu geben versprechen.

§ 30. Regel VI. Theilt sich ein Stamm in 2 gleich starke Zweige, so stehen beide in gleichem Winkel zur Richtung des Stammes.

Dies ist eine allgemeine Regel, von welcher in fast allen Organen zahlreiche Beispiele vorkommen, während Ausnahmen, ausser bei den

Digitized by Google

zwischen Muskeln verlaufenden Arterien und Differenzen von 2 bis 3° nicht mit gerechnet, sehr selten sind.

Diese Gleichheit der Winkel ist auch vorhanden, wenn die gleich starken Aeste in ihrem weiteren Verlauf sich ganz verschieden verhalten, also bei vollkommner morphologischer Ungleichwerthigkeit; so z. B., wenn der eine durch, gleich nach dem Ursprung erfolgende, Theilung in wiederum 2 gleich starke Zweige sich in die Breite verästelt, während der andere, blos schwächere Aeste abgebend, längere Zeit als Hauptstamm verläuft.

§ 31. Regel VII: Gehen Aeste von ablenkungsfähiger Stärke von einem Stamme nacheinander auf verschiedenen Seiten ab, so beschreibt der Stamm im Ganzen eine Zickzacklinie.

[**229**] Von dieser Regel kann man sich am leichtesten an den Arterien und Venen des Herzens, und an den Arterien der dura mater überzeugen.

§ 32. Regel VIII: Entspringen gleich starke Aeste an demselben Querschnitt, aber auf entgegengesetzter Seite eines Stammes und unter gleichem Winkel zu ihm, so zeigt der Stamm keine Ablenkung.

Dieses Factum beweist schlagender als das im § 10 aufgeführte, dass die Ablenkung des Stammes bei der Verzweigung bedingt ist durch die Astabgabe und nicht die Astabgabe und ihr Winkel durch die Ablenkung des Stammes.

Ist der eine dieser Aeste schwächer als der andere oder geht er unter einem erheblich geringeren Winkel ab, so ist der Stamm der Differenz entsprechend nach der Seite dieses Astes abgelenkt.

§ 33. Regel IX. Gehen mehrere Aeste nach einander auf derselben Seite eines Stammes ab, während auf der entgegengesetzten Seite keine oder nur verhältnissmässig schwache Aeste abgehen, so stellt der Stamm eine nach dieser letzteren Seite concave Bogenlinie dar.

Digitized by Google

Bekannt ist dies Verhalten an den Arcaden bildenden, im Mesenterium verlaufenden Darmgefässen, an den mittleren Zwerchfellarterien und am vorderen Aste der A. meningea media. Ich erwähne noch die Verzweigungen der V. portae und der Arterien der Area vasculosa des Hühnchens, bei welchen Organen mit dem Abwechseln dieses Verhältnisses auf verschiedenen Seiten der Stamm bald nach der einen, bald nach der anderen Seite gebogen sich zeigt. Diese Bogen setzen sich, wenn die Aeste in grösserem, etwa dem Vier- bis Fünffachen ihres Querschnittes entsprechenden Abstande sich folgen, zusammen aus lauter geraden, aber immer nach derselben Seite hin winkelig mit einander verbundenen Linien.

An den Winkelstellen aber ist (s. § 45) der Uebergang ein etwas abgerundeter, so dass, wenn diese Stellen aneinander näher liegen, eine wirkliche Bogenbildung zu Stande kommt.

Die Fälle dieser Regel scheinen ein morphologisches Bedingtsein der Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe nahe zu legen; da nothwendiger Weise, wenn in einer Ebene auf einer Seite einer bestimmten Linie ein stärkeres Wachsthum nach allen oder auch nur nach der dieser Linie parallelen Richtung erfolgt [**230**] (wobei dann natürlich auch der Blutbedarf auf dieser Seite ein entsprechend grösserer sein wird) eine concave Krümmung der Linie nach der anderen Seite entstehen muss.

Die Erscheinung dieser Cumulation der Wirkung ist so evident, dass sogar, wenn zwei Aeste, von denen jeder noch nicht die nöthige Stärke hat, um für sich den Stamm abzulenken, gleich nacheinander auf derselben Seite des Stammes entspringen, derselbe dann eine der Stärke und den Winkelverhältnissen beider entsprechende Ablenkung zeigt.

Ausnahmen von dieser Regel bilden die in § 26 geschilderten Fälle, in welchen der Stamm nach der Ablenkung bei der Astabgabe sich wieder zur ursprünglichen Richtung zurückbiegt, dann, wenn sich dieses mehrmals nacheinander bei Astabgabe auf derselben Seite wiederholt, was in den in § 26 erwähnten Fällen gerade fast die Regel ist.

Digitized by Google

§ 34. Regel X: Theilt sich ein Stamm zugleich in 3 Aeste, welche nicht in einer Ebene liegen, so steht die Ablenkungsgrösse der Verbindungsebene je zweier Aeste von der Stammes-Richtung in annähernd demselben, den Regeln 3, 4 und 5 entsprechenden Verhältniss zur Ablenkungsgrösse und Stärke des 3. Astes, als wenn die beiden Aeste zu einem in der Durchschnittslinie dieser Ebene mit der Stammaxenradialebene des 3. Astes liegenden, Aste vereinigt wären, dessen Querschnitt gleich der Summe der Querschnitte beider Aeste ist.

Da bei solcher Theilung jeder Ast einzeln den beiden anderen gegenübersteht, so bedingen alle 3 Aeste sich gegenseitig in ihrer Richtung zum Stamme.

Diese Regel ist von mir durch instrumentelle Messungen bis jetzt blos an sechs Beispielen und zwar blos an Verzweigungen der V. port. festgestellt worden. Ich habe mich aber beim Aufschneiden nicht- oder blos mit Pech injicirter Lebern mit Scheere und Messer — wie ich zu Anfang der Untersuchungen mehrfach gethan und dabei schon die meisten der aufgestellten Regeln gefunden habe, so dass sie durch die Corrosionspräparate eigentlich blos sicher gestellt, ergänzt und verallgemeinert wurden — noch öfter von der Richtigkeit dieser Regel wenigstens in annähernder Weise überzeugt. Es wirkt in der That sehr überzeugend, wenn man von den injicirten Gefässverzweigungen der Pfortader zwei blossgelegt hat, aus der Abweichung der Verzweigungsebene beider Gefässe von der Richtung des Stammes [**231**] aber auf das Vorhandensein eines dritten Astes schliessen zu müssen glaubt, und nun, da man sein Gefühl für die Ablenkungsgrössen allmählich gebildet hat, nach der muthmasslichen Richtung hin von der andern Seite des Organes her einschneidet und daselbst wirklich einen Ast und annähernd von der erwarteten Stärke vorfindet.

§ 35. Nachdem im Vorstehenden zuerst eine allgemeine Regel über die Richtung des abgehenden Astes zum Stamme, sodann 4 Regeln über die bei der Astabgabe erfolgende Ablenkung des Stammes nach Richtung und Grösse, und zuletzt noch 5 Regeln

Digitized by Google

über Specialfälle und Combinationen aus den Regeln über die Ablenkung des Stammes aufgeführt worden sind, müssen jetzt noch 2 Regeln über die absoluten Grössenverhältnisse der Astwinkel und eine Regel negativen Inhaltes und schon theilweise physiologischen Charakters hinzugefügt werden, ehe zur Beschreibung der Formverhältnisse der Gefässverzweigungen übergegangen werden kann.

§ 36. Regel XI: Diejenigen Aeste der Aorta, der A. brachialis, femoralis und der Herzarterien, welche so schwach sind, dass bei ihrer Abgabe der Stamm keine Ablenkung zeigt, entspringen meist unter grossen, über 70° betragenden Winkeln.

Um über dieses höchst eigenthümliche Verhalten Sicherheit zu gewinnen, wurden alle Aeste von der betreffenden Stärke an den von mir injicirten bezüglichen Organen, zusammen 125, gemessen und die Resultate dieser Messungen in Tabelle IX, übersichtlich nach den Winkelgrössen geordnet, zusammengestellt. In derselben

Tabelle IX.

α	Zahl der gemessenen Aeste	Mittel aller $\frac{c}{a}$	Verlauf.
20— 29°	1	6,0	dann rückwärts.
30— 39°	2	5,3	
40— 49°	5	4,0	
50— 59°	7	4,0	
60— 69°	15	5,2	
70— 79°	23	6,5	4 dann rückwärts.
80— 89°	41	7,0	11 rückw.; 7 vorw.
90— 99°	25	7,5	8 rückwärts.
100—126	6	6,2	4 rückwärts.

[232] bezeichnet α die Grösse des Astwinkels, c den Durchmesser des Stammes, a den des Astes. Es ergiebt sich, dass von den 125 Aesten 95 unter Winkeln von über 70°, und 110 unter Winkeln von über 60° entspringen. Ursprungswinkel von über 96° sind mir im

Digitized by Google

Ganzen blos 7 mal vorgekommen, und meist waren es Aa. lumbales und intercostales, welche sich gleich nach dem Ursprung nach rückwärts umbogen.

Den grossen Ursprungs-Winkel von 126° zeigen blos die gemessenen vier Aa. coronariae cordis, welche ihn aber, und das ist sehr bedeutsam, gleich von vorn herein entschieden einschlagen[1]).

Die Intercostalarterien des erwachsenen Menschen habe ich nicht mit Corrosionsmasse injicirt gesehen, da ich nicht das ganze zugehörige Stück des Rumpfes in Säure legen konnte, und diese Arterien beim Herausnehmen der injicirten Aorta regelmässig abbrechen. Dagegen sind die Ursprünge der Intercostalarterien des einjährigen Kindes und des Kaninchens in diesen Untersuchungen mit eingeschlossen.

Ein gleiches Verhältniss scheint auch für die Leber und die Milz zu bestehen, doch sind hier die Verhältnisse complicirter, indem an diesen Organen, sowie auch am Herzen Stellen vorkommen, an welchen alle Aeste auf einer Seite eines Stammes von den stärksten bis zu den schwächsten [in ihrem „Verlaufe"] die gleiche Richtung haben, worüber ich anderen Orts genauere Mittheilungen zu machen beabsichtige.

§ 37. Regel XII: Aeste, welche so stark sind, dass bei ihrer Abgabe der Stamm beträchtlich abgelenkt ist, entspringen meist unter Winkeln von weniger als 70 Grad.

Dies Verhalten ist in allen Organen nachweisbar und tritt dann besonders hervor, wenn zwischen den Ursprüngen unter spitzen Winkeln abgehender starker Gefässe Reihen ganz schwacher Aeste entsprechend der vorigen Regel unter grossem Winkel ihren Ursprung nehmen. In dieser Weise zeigt es sich auch an den Verzweigungen der V. port. und hep., sowie an denen der A. lienalis oft ganz evident.

---

[1]) Siehe No. 1, S. 262 Anmerkung.]

Digitized by Google

§ 38. Regel XIII: Der „Ursprung" der Aeste der Arterien erfolgt häufig nicht in der Richtung, welche der nächste Weg zum Verbreitungsbezirk sein würde.

Die Regeln 11 und 12 scheinen der Ursprungsrichtung der Gefässe Beschränkung aufzuerlegen; und dass dies in der That der Fall ist, zeigt die vorliegende Regel. Die in ihrer Ursprungs- [**233**] richtung der Regel 11 folgenden schwachen Gefässe biegen sich in ihrem Verlauf, häufig gleich nach Erreichung ihres Minimalquerschnittes (s. § 50) rasch vorwärts (Taf. I, Fig. 5), oder auch rückwärts (Fig. 3) um und gelangen, die so gewonnene Richtung fortsetzend, zu ihrem Verbreitungsbezirk, den sie beim Fortgehen in der Ursprungsrichtung überhaupt gar nicht angetroffen hätten. Tabelle IX giebt in ihrer letzten Columne das bezügliche Verhalten der zu Regel 11 angeführten Beispiele, jedoch nicht vollständig, an. Dasselbe sieht man an den nach Regel 12 unter kleinem Winkel entspringenden starken Gefässen (s. Fig. 8)- nur dass hier die Rückwärtsbiegungen nicht auf einmal, sondern ganz allmählich geschehen. Und auch bei diesen Gefässen kommen Umbiegungen nach vorwärts, somit [nachträgliche scheinbare] Verkleinerungen des Verästelungswinkels vor. [Diese Verkleinerungen des Verästelungswinkels sind indess nur scheinbare, da der wirkliche Verästelungswinkel in unserem Sinne nicht betroffen wird, sondern blos der Winkel des weiteren Verlaufs der Gefässe, der Verlaufswinkel.]

Es besteht kein bestimmtes Verhältniss zwischen der Grösse des Ursprungswinkels und der Stärke der nachfolgenden Rückwärtsbiegung, sondern es kommt vor, dass Aeste unter 30° entspringen und sich dann noch 30° zurückbiegen, während andere, relativ gleich starke oder stärkere untere 60° entspringen und in dieser Richtung fortlaufen.

Am ausgesprochensten und häufigsten zeigen sich die Vergrösserungen des Verlaufswinkels gegen den Astwinkel durch allmähliche Rückwärtsbiegung bei relativ starken, unter kleinem Winkel entspringenden Aesten und zwar an den Verzweigungen der V. port. (s. Fig. 10).

Ausserdem ist die Regel allgemein gültig für die Aa. recurrentes, welche, mit Ausnahme der Coronararterien (s. No. 1, S. 262),

Digitized by Google

fast stets unterhalb 96° entspringen und danach erst sich weiter rückwärts biegen.

Das Weitere über den Verlauf der Gefässe nach ihrem Ursprung, die Verfolgung derselben bis zur nächsten Verzweigungsstelle, gehört nicht in den Rahmen unseres Themas.

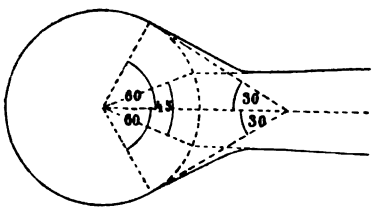
B. Gestaltverhältnisse der Blutgefässverzweigungen.

§ 39. Regel XIV. Die Blutgefässäste entspringen nicht mit, ihrem weiteren Verlauf entsprechender cylindrischer, sondern mit konischer, nach der Grösse des Astwinkels und nach ihrer relativen und absoluten Stärke verschiedener Gestalt.

Das Profilbild dieser „Ursprungskegel" ist sehr verschieden von dem en face Bild; und da zugleich auch jedes derselben [**234**] mit anderen Umständen variirt, so müssen sie getrennt abgehandelt werden.

§ 40. Unter **en face Bild** soll im Folgenden dasjenige verstanden werden, welches mit senkrecht zur Richtung des Astursprungs stehendem und in der Stammaxen-Radialebene befindlichem Blick gewonnen wird.

Der Astursprung zeigt sich in dieser Ansicht nicht parallel contourirt, wie eine angesetzte cylindrische Röhre, sondern er erfolgt beinahe aus der ganzen Breite des Stammquerschnittes (s. Taf. I Fig 1), indem die Seitencontouren als Tangenten von diesem Querschnitte anheben, welche bei relativ schwachen, eben unter der Grenze der Ablenkungsfähigkeit stehenden Aesten in einem Winkel von 60—70° zu einander stehen, bei den allerschwächsten Aesten, z. B. den Intercostalarterien, sogar 90° bilden. Dabei ist im ersteren Falle der Centriwinkel (siehe die nebenstehende Figur) also 120°, umfasst mithin $^1/_3$ des ganzen Raumes, im letzteren Falle 90°, also $^1/_4$ des Raumes umfassend; während ihnen bei cylindrischem Ursprung



Digitized by Google

im ersteren Falle blos 1/8, im letzteren 1/20 zukäme. In gleicher Weise beginnt der Ursprung, auch wenn das Gefäss nicht innerhalb der Stammaxen-Radialebene entspringt (s. Taf. I Fig. 2). Bei stärkeren, ablenkungsfähigen Aesten findet gleichfalls ein allmählicher Uebergang von der Weite des Querschnittes des Stammes zur Weite des Astes statt; aber der Winkel ist hier ein entsprechend spitzerer und daher die gewonnene Breite der Verbindung des Stammes mit dem Aste im Verhältniss zur Weite des letzteren eine viel geringere als bei schwachen Aesten.

Es ergiebt sich somit die Regel XV, a:

> Der Ursprung eines Astes erfolgt aus einem im Verhältniss um so grösseren Theile der Breite des Stammquerschnittes, je schwächer der Ast im Verhältniss zum Stamme ist.

Theilt sich der Stamm in zwei gleich starke Aeste, so ist eine Convergenz der en face Contouren kaum mehr wahrnehmbar, wobei freilich der Umstand abschwächend mitwirkt, dass der Stamm bei Abgabe starker Aeste seinen en face Durchmesser [**235**] verkleinert unter gleichzeitiger entsprechender Verbreiterung im dazu senkrechten Durchmesser.

§ 41. Der Uebergang von der Richtung der Ursprungstangenten an den Stamm zum schliesslichen Parallelismus der en face Contouren erfolgt unter allmählicher Abnahme der Convergenz.

Bei den relativ schwächsten Gefässen, bei denen die Convergenz ja von vorn herein eine viel stärkere ist, ist auch dieser Uebergang schroffer; und nach dem Aufhören der Convergenz zeigt sich eine Divergenz, von welcher dann erst das Umbiegen zum Parallelismus stattfindet.

Die Entfernung des so gebildeten „en face Minimum's", resp. des durch das Aufhören der Convergenz gebildeten ersten definitiven Querschnittes vom Stamme ist um so grösser, je relativ stärker der Ast ist; und zwar nimmt sie mit dem Wachsen der relativen Stärke des Astes immer rascher zu, so dass sie zuletzt bei reinen Dichotomieen fast unmessbar gross sein würde, wenn sie in diesen Fällen überhaupt bestimmbar wäre. An den Intercostalarterien des Kindes und des Kaninchens dagegen, wo sie unter den

Digitized by Google

von mir untersuchten Fällen am geringsten war, betrug sie etwa das Doppelte des Minimaldurchmessers.

§ 42. Die Stärke der Ausprägung der in § 40 und 41 geschilderten Erscheinungen scheint abhängig zu sein von der Stärke des Blutdruckes. So glaube ich wenigstens es deuten zu müssen, dass diese Erscheinungen viel ausgesprochener sind beim Ursprunge aus der Aorta und aus den Hauptstämmen der Extremitäten als aus den Arterien niederer Ordnung und aus der Vena portarum. An den Verzweigungen der letzteren sind sie oft so schwach ausgeprägt, dass man sie leicht übersieht und meint, das Gefäss entspringe mit parallelen Contouren wie ein angesetzter Cylinder; doch wird man bei Anwendung schwacher Vergrösserung stets eine allmähliche, wenn auch nur von einem kleinen Theile des Stammesquerschnittes erfolgende und dem entsprechend niedrige Ueberführung von der Weite des Stammes zu der des Astes finden.

§ 43. Das en face Bild zeigt noch ein wichtiges, wenn auch blos negatives, Verhalten:

> Regel XV b: Die Gestalt des Astursprungs ist in ihrem en face Bilde unabhängig von der Grösse des Astwinkels.

§ 44. Wenn man nun zur Betrachtung des **Profilbildes** der Astursprünge übergeht, so sieht man auf den ersten Blick von dem Bisherigen sehr differente, im Wesen aber doch [**236**] gleiche, einen allmählichen Uebergang von der Richtung der Stammescontouren zu den einander parallelen Contouren des Astes darstellende Verhältnisse. Da hier die Stammescontouren, von welchen der Uebergang zu erfolgen hat, immer fast die gleiche Richtungsdifferenz von etwa 180° zu einander haben, somit viel weniger als im en face Bild von der relativen Stärke des Astes, blos durch Regel II beeinflusst werden, so würde eine grosse Einförmigkeit in den Profilbildern bestehen, wenn nicht hier die Winkelstellung des Astes zum Stamme einen mächtig alterirenden Einfluss gewönne.

§ 45. Folgt man mit senkrecht zur Stammaxen-Radialebene stehendem Blick der Richtung des Blutstromes, so zeigt es sich (s. Taf. I, Fig. 3—6), dass der Uebergang vom Stammescontour zum Astcontour

Digitized by Google

nicht plötzlich und in einem scharfen Winkel erfolgt, sondern dass schon 1 bis 2 Astbreiten von dem hauptsächlichen Ursprung des Astes der Stammcontour sich etwas erhebt und in allmählicher, an der eigentlichen Ursprungsstelle stärkerer Biegung auf den Ast übergeht, und dass der nunmehrige Astcontour in allmählicher, immer schwächer werdender Biegung zur definitiven Astrichtung übergeht. Diesen ganzen Contour von der ersten Erhebung am Stamme bis zur Erlangung der definitiven Astrichtung will ich „vorderen Profilcontour" nennen.

Wird mit der Astabgabe auch zugleich der Stamm abgelenkt, so erfolgt auf der andern Seite des Stammes ein ähnlicher aber noch allmählicherer Uebergang von der Stammesrichtung zu der Fortsetzung des Stammes. Der somit entstehenden Verbreiterung des Profildurchmessers des Stammes entspricht, aber nicht ganz, die vorhin erwähnte Verkleinerung seines en face Durchmessers.

§ 46. Während dieses Verhalten des vorderen Profilcontours im Wesen für alle Abgangswinkel und alle Stärke-Verhältnisse von Ast und Stamm das gleiche ist und je nach diesen Verhältnissen blos graduelle Verschiedenheiten erkennen lässt — mit Ausnahme der Fälle, in welchen, wie in Fig. 3, eine starke, häufig mit einer scharfen Einknickung des vorderen Profilcontours an der Stelle des gleich zu beschreibenden Minimums verbundene Umbiegung des Astes nach rückwärts stattfindet — zeigt der andere, der „hintere Profilcontour" mit dem Wechsel dieser Verhältnisse sehr verschiedene Beschaffenheit. Doch stellt im Allgemeinen auch er einen allmählichen Uebergang von der Richtung des Stammcontours zur definitiven Astrichtung dar (s. Taf. I, Fig. 4—6).

Um zunächst einen mittleren Zustand, etwa bei Astursprung unter einem Winkel von 70°, zu betrachten, so sieht man, wie in [**237**] Fig. 4, dass sich der hintere Profilcontour in viel geringerer Entfernung vom „eigentlichen Astursprung", das heisst von der Stelle, an welcher der Ursprung erfolgen würde, wenn das Gefäss gleich vollkommen cylindrisch entspränge, etwa blos einen halben Astquerschnitt davon stromabwärts zu erheben beginnt, und in anfangs ganz schwacher, dann in rascher, gegen den vorderen Profilcontour stark

Digitized by Google

convergenter und convexer Biegung (die ich im Folgenden wiederholt unter dem Namen „starke Anfangsbiegung" des hinteren Profilcontour citirt habe), sich beinahe bis zu den 70° der Abweichung von der Stammesrichtung umbiegt, um dann in allmählich immer schwächer werdender Convergenz zum Parallelismus mit dem vorderen Contour überzugehen.

§ 47. An der Stelle, wo die Convergenz aufhört, wäre also der definitive Profildurchmesser erreicht. Wenn nun aber, wie es vorkommt, nach dem Aufhören der Convergenz, statt des Parallelismus, zunächst erst eine kurze Divergenz der Profilcontouren stattfindet, so entsteht damit ein „Profilminimum". Die Entfernung dieses Profilminimums von der Stammesoberfläche, sowie auch in Ermangelung eines Minimum, die des ersten definitiven Profildurchmessers, sollen im Folgenden einfach mit „Abstand des Profilminimum" bezeichnet und blos an der Höhe des hinteren Profilcontour in seiner Hauptrichtung oder, falls wie bei kleinen Astwinkeln eine solche nicht ausgesprochen ist, in der Richtung des Astes gemessen werden; diese Art der Messung empfiehlt sich, da dieser Contour durch sein Verhalten diese Höhe wesentlich bestimmt und da bei Annahme einer anderen Messungslinie, etwa des vorderen Profilcontours oder der Astaxe, die Stärke und Neigung des Astes, welche die am hinteren Profilcontour gemessene Höhe bestimmen, noch einmal, geometrisch, in der Rechnung sich geltend machen würden.

Den stärksten Einfluss auf den Abstand des Profilminimum übt die Grösse des Astursprungswinkels aus, so dass sie bei dem rechten sich nähernden Winkel am grössten ist (s. Taf. I, Fig. 5) und etwa die Hälfte der Breite, oder gar die ganze Breite des Astdurchmessers oder noch mehr beträgt. Je spitzer dagegen der Winkel wird (s. Fig. 6), um so eher verliert der hintere Profilcontour seine Convergenz gegen den vorderen, so dass die Höhe desselben bis zum Minimum bei Winkeln von 30° etwa blos $^1/_{20}$ oder $^1/_{30}$ des Astquerschnittes beträgt, und auf eine niedrige starke Ursprungsbiegung beschränkt ist. Es ergiebt sich also die

Regel XVc: Der Abstand des Profilminimum wächst mit der Grösse des Astwinkels.

Digitized by Google

[238] Doch hört dies Wachsthum bei 90°, oft schon etwas vorher, auf.

Ausserdem gilt noch die

Regel XVd: Bei gleichem Astursprungswinkel wächst der Abstand des Profilminimum mit der absoluten Weite des Astes.

Dies Wachsthum erfolgt jedoch nicht genau proportional der Astweite, sondern es zeigen sich, zumal bei grossem, dem rechten sich nähernden Winkel, bedeutende Variationen des Abstandes, was auf die Mitwirkung eines oder mehrerer anderer Factoren hinweist. Eine Abhängigkeit des Abstandes und der Grösse des Profilminimum von der relativen Stärke des Astes trat nicht mit Evidenz hervor.

§ 48. Diese schon complicirten Formverhältnisse des hinteren Profilcontours werden noch complicirter durch vorkommende Variationen desselben. Einmal kommt es vor, wenn der Ursprung unter grossem Winkel und dem entsprechend zugleich mit grossem Abstand des Profilminimum erfolgt, dass der hintere Profilcontour bei seiner im Allgemeinen gegen den vorderen convergenten und entsprechend steilen Richtung nicht, wie angenommen, auch dauernd convex gegen ihn verläuft, sondern nach der kurzen starken Ursprungsbiegung mit gerader (s. Taf. I, Fig. 5) oder gar gegen das Lumen concaver (Figg. 3 und 7) Gestalt sich fortsetzt, ein Verhalten, welches bei rechtwinkeligem Astursprung geradezu die Regel und einer Steigerung bis zum Parallelismus oder gar zur Divergenz beider Profilcontouren fähig ist. Der Parallelismus, resp. die Divergenz erfolgen jedoch immer erst nach der starken, aber niedrigen Anfangsbiegung des hinteren Profilcontours; es liegt in diesen Fällen also das Profilminimum trotz des grossen Astwinkels so tief, wie bei ganz spitzen Winkeln. Im Falle der Divergenz erscheint zugleich das Gefäss an der Stelle des hinteren Profilcontours erweitert, aufgebaucht, ähnlich wie in Fig. 8. Von der durch diese Ausbuchtung der hinteren Wand entstandenen Erweiterung des Gefässes findet dann peripher unter allmählicher Verjüngung der Uebergang zum definitiven Astlumen statt. Der Parallelismus der Profilcontouren oder die mit Ausbuchtung verbundene Divergenz

Digitized by Google

kommen, aber nicht immer, dann vor, wenn der Ast nach seinem Ursprunge sich rückwärts biegt; doch ist in letzteren Fällen auch manchmal nur, besonders bei sehr schwachen Aesten, eine Abplattung des hinteren Profilcontour vorhanden.

[**239**] Die gleichen Varietäten kommen (s. Taf. I, Fig. 8) auch an Aesten vor, welche unter spitzem Winkel entspringen; hier jedoch mit der Modification, dass sie erst nach dem, von vorn herein sehr niedrig liegenden Minimum sich zeigen und dasselbe nicht bestimmt erkennbar erniedrigen. Der Parallelismus der Profilcontouren nach dem Minimum ist hier sehr häufig, falls keine Rückwärtsbiegung des Astes stattfindet; ist solche aber vorhanden, so zeigt sich stets, und zwar nach § 38 am häufigsten und auch am ausgesprochensten an den Verzweigungen der V. port., eine Ausbuchtung von der eben beschriebenen Form. An den Verzweigungen der V. port kommt diese Ausbuchtung sogar vor, wenn keine Rückwärtsbiegung des Astes stattfindet (s. Fig. 9). Aehnliche Ausbuchtungen finden sich manchmal auch an der inneren Seite des Stammes nach einer Astabgabe (Fig. 9).

§ 49. Von dieser Art der Ausbuchtung des hinteren Profilcontours ist wohl zu trennen eine andere, an Aesten mit und ohne Rückwärtsbiegung und stets zugleich auch am Stamme auf der Astseite, kurz nach dem Ursprung des letzteren vorkommende, von welcher peripher keine Verjüngung zum definitiven Ast- oder Stammeslumen stattfindet, sondern welche im Gegentheil eine rasche, aber dauernde Erweiterung der bei der Verästelung etwas eingeschnürten Gefässlumina darstellt (Fig 10). Der Umstand, dass diese plötzliche Ausbiegung immer nur an den dem Astwinkel anliegenden Seiten von Stamm und Ast sich zeigt, spricht gegen eine künstliche Veranlassung derselben, etwa durch zu hohen Druck bei der Injection; es müsste denn die Gefässwand an diesen Seiten auf längere Strecken hin beträchtlich schwächer oder dehnbarer sein als an der übrigen Peripherie, worüber ich, falls sich Gelegenheit bietet, besondere Untersuchungen anstellen werde.

§ 50. Ist dadurch schon das Profilminimum, zumal bei grossen Aesten, gekennzeichnet, so ist es an den kleinen, nach

Digitized by Google

Regel 11, § 37 unter grossem Winkel entspringenden Aesten überhaupt deutlicher ausgesprochen, indem auch der vordere Profilcontour peripher von der Stelle des durch den hinteren bestimmten Minimaldurchmessers eine Auswärtsbiegung zeigt (s. Fig. 3 und 5).

§ 51. Das Verhältniss der Lage des Profilminimum zu der des en face Minimum, resp. des ersten definitiven Profildurchmessers zum ersten definitiven en face Durchmesser angehend, ist zu erwähnen, dass die bezüglichen en face Durchmesser stets vom Stamme entfernter sind als die bezüglichen [**240**] Profildurchmesser und überhaupt nur bei ganz schwachen Aesten von $^1/_5$ der Stärke des Stammes und darunter, dem Profilminimum nahe kommen.

§ 52. Um nun aus den beiden dargestellten Hauptansichten der Gestalt des Astursprungs eine Vorstellung von dem ganzen **„Ursprungskegel“** zu bekommen, muss man sich einen allmählichen Uebergang von der Gestalt der einen Ansicht zu der der anderen denken, jedoch in der Weise, dass entsprechend der grösseren Entfernung des en face Minimum die Querschnitte des Ursprungskegels nicht rund, sondern eher elliptisch sind und ihren grössten Durchmesser im en face Bilde besitzen. Der Ursprung hat somit annähernd die Gestalt eines aus einer weichen Masse gefertigten Kegels, der dann aber breit- und auch noch von den Seiten her zu bogenförmiger Contourirung eingedrückt worden ist. Ich habe daher den Namen Ursprungskegel blos der allgemeinen Aehnlichkeit wegen gewählt, welche sich aus der bestehenden allseitigen Convergenz der Seitencontouren nach einer Richtung, nicht einmal nach einem Punkte hin, wie beim wirklichen Kegel, ergiebt.

Wenn man in Ermangelung von Corrosionspräparaten wenigstens ein annäherndes Bild der geschilderten Verhältnisse durch eigne Anschauung gewinnen will, kann man sich an die Gestalt der Ursprünge der Intercostalarterien halten, wie sie jede aufgeschnittene Aorta zeigt[1]).

[1]) Hans Stahel hat in seiner Arbeit „Ueber Arterienspindeln und über die Beziehung der Wanddicke der Arterien zum Blutdruck“ (Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abth. 1886, zweite Abhandlung S. 328) 0,5procentige Chromsäurelösung zur Härtung der Gefässwandung angewandt und danach die Astursprünge aufgeschnitten

Digitized by Google

§ 53. Dabei sieht man zugleich noch sehr deutlich eine neue, im Folgenden zu schildernde Linie, welche die Gestalt des Ursprungskegels am hintern Umfang seiner Basis bestimmt und daher „Basallinie" des Ursprungskegels genannt werden soll. Sie ist eigentlich weiter nichts als die Summe der stärksten Biegungen aller Seitencontouren vom hinteren Profilcontour bis zu den beiden en face Contouren und zieht sich dem entsprechend beiderseits symmetrisch zur Stammaxen-Radialebene von der stärksten Biegung des hinteren Profilcontours an der Peripherie des Stammes stromaufwärts. In der Profilansicht ist sie im Allgemeinen parallel dem Anfang des vorderen Profilcontours bis zum Beginn seiner starken Biegung (Taf. I, Fig. 11); sie convergirt also mit der Richtung der Axe des Stammes. Ist jedoch bei der Astabgabe der Stamm mit abgelenkt, so nähert sie sich nach dem Maasse dieser Ablenkung räumlich und in ihrer Richtung der Mittelebene des Stammes; dies geschieht in der Weise, dass sie bei reinen Dichotomieen, wo der Stamm in zwei gleich abgelenkte gleichstarke Aeste sich theilt, in dieser [**241**] Ebene selber liegt. Als Mittelebene des Stammes bezeichne ich dabei die in der Stammaxe rechtwinkelig zur Stammaxen-Radialebene errichtete Ebene.

Bei en face Betrachtung erscheint die Basallinie annähernd parabolisch, und wird, wie schon erwähnt, durch die Stammaxen-Radialebene symmetrisch getheilt; dies aber blos dann, wenn entsprechend der Regel I, der Ast in dieser Ebene entspringt. Entspringt der Ast dagegen in einer aus dieser Ebene abweichenden Richtung, so ist die Basallinie auf der andern Seite von der Stammaxen-Radialebene als auf derjenigen, nach welcher der Ursprung erfolgt, stärker gekrümmt. Ausserdem ist noch zu erwähnen, dass sie an den grösseren Arterienstämmen viel schärfer ausgeprägt ist als an den kleineren und an diesen wieder schärfer als an den Verzweigungen der Vena portarum. — Abweichungen von den geschilderten Verhältnissen kommen auch vor, und zwar in der Weise,

und abgebildet. Die so gewonnenen Formen zeigen deutlich die Folgen ungleicher Schrumpfung der Gefässwand bei der Härtung und entsprechen daher im Feinen nicht den von mir beim Ausguss mit rasch erstarrenden Massen gewonnenen, den natürlichen Zustand repräsentirenden, hier geschilderten Formen.]

Digitized by Google

dass einmal die Basallinie auch bei nicht abgelenktem Stamme dem vorderen Profilcontour nicht parallel ist, sondern sich mehr oder weniger der Richtung der Stammaxe nähert, oder dass sie bei echten Dichotomieen nicht der Regel entsprechend ganz in der Mittelebene des Stammes liegt, sondern ausserhalb dieser sich befindet und etwas schief zu ihr steht.

§ 54. Zum Schluss dieser Zeichnung der Gestalt der Arterienursprünge muss ich noch erwähnen, dass die Gestalt des Ursprungstheiles der Fortsetzung des Stammes nach der Astabgabe immer mehr der Gestalt des Ursprungstheiles des Astes selbst sich nähert, je stärker letzterer und je schwächer daher ersterer ist, so dass bei reinen Dichotomieen vollständige Gleichheit beider besteht. Es ist also auch an der Fortsetzung des Stammes oft ein deutlich ausgebildeter Ursprungskegel zu unterscheiden, s. Taf. I, Fig. 9 und 10[1]).]

§ 55. Ueber die Gestalt der Venen bei der Zusammenmündung, welche ich nur an einer geringen Anzahl von Objecten untersucht habe, kann ich mittheilen, dass auch bei ihnen ein allmählicher Uebergang des Astes in die Weite das Stammes an allen Seiten vorhanden war, und dass auch hier der vordere Profilcontour weiterhin am Stamme gehoben war als der hintere; ja sogar ein ausgesprochenes Minimum habe ich einmal vor dem Beginne des Mündungskegels beobachtet; ob es aber natürlich vorgebildet war oder blos durch die Höhe des Injectionsdruckes bei vermehrter Resistenz der Gefässwand am Umfang dieses Querschnittes sich gebildet hatte, bleibt unentschieden. Der **„Mündungskegel"** der Venen hat nicht so ausgeprägte charakteristische Gestalt als der Ursprungskegel der Arterien.

§ 56. Aus den vorstehenden Schilderungen der Ursprungs-, [**242**] resp. Mündungskegel der Blutgefässe ist zu ersehen, dass das Messen der Stärke und besonders der Richtung der

[1]) Es ist wohl ein deutlicher Beweis für den Nutzen der „causalen" Betrachtungsweise auch für die „descriptive" Forschung, dass Hyrtl, ein Meister dieser Forschung und zugleich der Corrosionstechnik, an seinen zahlreichen Präparaten keine der vorstehend mitgetheilten Regeln wahrgenommen hat (siehe die Corrosionsanatomie und ihre Ergebnisse. Wien 1873. Mit 13 Tafeln].

Digitized by Google

Aeste nicht ohne Weiteres ausführbar ist, sondern nach besonderen Prinzipien geschehen muss und in der Richtigkeit seiner Resultate sehr von der Uebung des Messenden abhängig bleibt.

Die Stärke wurde stets aus dem Mittel des Minimalprofildurchmessers und des en face Durchmessers desselben Querschnittes berechnet.

Die notirte Richtung wurde folgendermassen gefunden: Man denkt sich in der Stammaxen'-Radialebene vor dem Profilminimaldurchmesser eine Reihe von Linien nebeneinander durch den Ast gelegt, von denen die dem Profilminimaldurchmesser nächste ihm beinahe parallel ist, aber schon ein wenig nach der Richtung der Stammaxe abweicht, während jede folgende sich immer mehr dieser Richtung nähert, bis die letzte ihr vollkommen parallel ist. Denkt man sich nun noch die Mittelpunkte all dieser Linien verbunden, so wird von der äusseren Hälfte der so erhaltenen geometrischen Axe des Ursprungskegels (welche zwar nicht genau mit der Axe der grössten Stromgeschwindigkeit übereinstimmt), die zu notirende Richtung entnommen. Dies hat keine Schwierigkeit, falls das Gefäss seine Ursprungsrichtung im weiteren Verlaufe annähernd fortsetzt; biegt es sich jedoch rasch nach rückwärts um, so ist die geometrische Axe entsprechend gekrümmt und es tritt keine Hauptrichtung hervor; in diesen nur im Verhältniss zum Stamme dünne Aeste betreffenden Fällen wurde die Richtung desjenigen Stückes dieser Axe benutzt, welches etwas unter einen Astdurchmesser von der Stammesoberfläche entfernt war.

III. Erklärungsversuche.

§ 57. Nachdem im Vorstehenden ein Theil der scheinbar regellosen Mannichfaltigkeit der Gefässverzweigungsarten und ihrer Formen auf eine Reihe einfacher Gestaltungsregeln zurückgeführt worden ist, soll im Folgenden ein Anfang mit der Behandlung der dadurch erwachsenen schwierigeren Aufgabe, die betreffenden Regeln durch Erforschung ihrer „Ursachen" zu morphologischen „Gesetzen" zu erheben, gemacht werden.

Digitized by Google

Die zur Zeit denkbaren Ursachen will ich, vielleicht etwas will kürlich, aber den nächsten Bedürfnissen entsprechend, in drei Gruppen theilen:

[243] 1) Ursprünglich vererbte Bildungsmodi, bedingt durch die Wachsthumsgesetze und die specifische Function der Organe.

2) Aeussere umgestaltende Einwirkungen auf die einzelnen Organe und den ganzen Organismus.

3) Die hydraulischen Kräfte der in den Gefässen hewegten Flüssigkeit.

Ich würde sehr zufrieden sein, wenn ich durch die folgenden Untersuchungen und Reflexionen nur so weit käme, die dargestellten Erscheinungen schon alle mit Bestimmtheit als Wirkungen auf diese 3 Gruppen von Ursachen vertheilen zu können, denn das ist es wohl, was zunächst geschehen muss. Es wird sich jedoch leider zeigen, dass ich diese Zufriedenheit nicht erlangt habe.

Da die „Wirkungsweisen" der Kräfte der ersten Gruppe zur Zeit noch unbekannt sind, und nur durch eine ungeheuer grosse Zahl von Specialuntersuchungen festgestellt werden können; und da ferner die Kräfte der zweiten Gruppe sehr mannichfaltige und für die verschiedenen Organe sehr verschiedene sind, während es sich hier um verschiedenen Organen gemeinsame Einrichtungen handelt, so wird es das Beste, sein mit der Untersuchung der eventuell möglichen Wirkungen der Kräfte der letzten Gruppe, welche ja in allen Organen in gleicher Weise thätig und dabei einer exacten Untersuchung am zugänglichsten sind, zu beginnen, um dann zuzusehen, ob sie etwa in erkennbarer Weise in der Gestalt der Gefässe zum Ausdruck gekommen sind.

1. Gestaltende Wirkung der hydraulischen Kräfte in Röhren bewegter Flüssigkeit.

Da die vorstehenden Untersuchungen sich nicht auf die Capillaren erstrecken, kann der Umstand, dass das Blut eine Suspension ist, vernachlässigt und von den unten mitgetheilten hydraulischen Erscheinungen wohl unbeanstandet eine Uebertragung auf die Haemo-

Digitized by Google

dynamik vorgenommen werden, wenn dabei nur berücksichtigt wird, dass, nach GRAHAM, die innere Reibung im Blute etwa 6 mal so gross ist, als im Wasser.

Obgleich die Hydro- und Haemodynamik in den letzten Decennien durch viele vorzügliche Untersuchungen, namentlich von WEISBACH[1]), VOLKMANN[2]), LUDWIG[3]), JACOBSON[4]), HAGEN[5]), DARCY[6]), [**244**] POISEUILLE[7]), HAGENBACH[8]) u. A. sehr bereichert worden ist, so haben doch die morphologisch wichtigen hydraulischen Erscheinungen noch keine besondere Untersuchung und Darstellung gefunden. Ich werde daher bei dem im Folgenden gemachten Anfange für die auf die Verzweigung der Blutgefässe bezüglichen Erscheinungen genöthigt sein, der Vollständigkeit der Darstellung halber, ausser einigen Resultaten eigener Untersuchungen vieles Bekannte anzuführen und zu entwickeln.

Gestalt eines seitlich aus einem Rohre „frei" ausspringenden Flüssigkeitsstrahles.

§ 58. Bohrt man in die Wand eines cylindrischen, sehr dünnwandigen und mit Wasser gefüllten Blechgefässes, auf dessen Inhalt [von beiden Enden her durch je einen Gummischlauch, welcher mit dem anderen durch ein T-Rohr verbunden und so an die Wasserleitung angeschlossen ist,] ein constanter Druck lastet, ein kleines rundes Loch, so springt ein Wasserstrahl heraus in einer zur Achse des Cylinders senkrechten und rückwärts verlängert sie schneidenden Richtung. Die Axe dieses frei ausspringenden Strahles liegt somit in einer Ebene, welche durch die Axe des Cylinders und die Mitte der Aus-

1) Experimental-Hydraulik. 1855.
2) Die Haemodynamik. 1850.
3) Lehrbuch der Physiologie, Bd. II.
4) MÜLLER's Archiv 1860 und 1861.
5) Abhandl. d. Acad. d. Wiss. zu Berlin. 1869.
6) Recherches experim. relativ. au mouvement de l'eau dans les tuyaux. Paris 1857.
7) Recherches expér. sur le mouv. des liquides dans les tubes de très-petits diamètres. Mémoires de divers savants. T. IX.
8) POGGENDORFF's Annalen 1860. Bd. 109.

Digitized by Google

flussöffnung bestimmt ist, also in der „Stammaxen-Radialebene" (s. § 8).

Dies kommt auf die folgende Weise zu Stande: In der ruhenden Flüssigkeit herrscht überall und nach jeder Richtung hin ein gleicher Druck, zufolge der unbegrenzten Verschiebbarkeit der Molekel gegen einander, welche das Wesen der Flüssigkeit ausmacht. Denn würde z. B. an einem Punkte ein stärkerer Druck sein, so würden ihm die beweglichen Nachbartheilchen nicht Widerstand zu leisten vermögen und es würde eine Ausgleichung stattfinden; ebenso im umgekehrten Fall. Auf die Wandung macht dieser nach allen Richtungen hin wirkende Druck natürlich gleichfalls nach allen Richtungen hin sich geltend. Wird aber ein Loch in die Wand gebohrt, so muss der von allen Seiten nach dem so gegebenen locus minoris resistentiae gleich stark erfolgende Druck in jeder durch den Radius von der Mitte der Oeffnung legbaren Ebene eine Resultante bilden, welche natürlich die Linie sein wird, welche diese Ebene symmetrisch theilt, also die Senkrechte zur Oberfläche für den Längsschnitt und die Richtung des Radius für den Querschnitt. Da diese beiden Linien beim Cylinder zusammenfallen, so fallen auch die Resultanten aller übrigen Durchschnittsebenen in diese Linie. Es geht zugleich hervor, dass der Ausfluss auch in dieser Richtung erfolgen muss, wenn die Kräfte innerhalb jeder [**245**] solchen Ebene nicht alle einander gleich, sondern nur symmetrisch zu dieser Linie geordnet sind.

Aus dem gleichen Grunde ist die Senkrechte zur Oberfläche, abgesehen von den parallel zur Cylinderaxe wirkenden und in dieser Richtung die Wandung zu dehnen versuchenden Kräften, auch die Resultante des Druckes der ruhenden Flüssigkeit auf die Wand des Cylinders.

§ 59. Die von allen Seiten convergirenden Wasserstrahlen behalten nach dem Gesetz der Trägheit ihre Richtung noch jenseits der Ausflussöffnung bei, wodurch der Anfang des Strahles Aehnlichkeit mit der Kegelform erhält. Genauer betrachtet sind die Seitencontouren dieses Ausflusskegels nicht gerade Linien, sondern Bogenlinien, welche mit der Richtung der Tangente an den Rand der Ausflussöffnung beginnen, und in anfangs stärkerem, dann allmählich immer weniger gekrümmtem Bogen gegen einander conver-

Digitized by Google

giren, bis sie von einer Stelle an zu divergiren beginnen. Dieser Kegel stellt auch nicht einmal einen Rotationskörper dar, da er im Profil- und en face Bild verschieden ist; aber das Bild aller Ansichten wird durch die Axe des Kegels symmetrisch getheilt. Nach dieser Stelle, welche ein Querschnittsminimum darstellt, löst sich der Wasserstrahl entsprechend seiner Zusammensetzung und ebenfalls in Folge des Beharrungsvermögens in ein divergentes Strahlenbündel auf, wenn nicht die auseinandertreibenden Kräfte schwächer sind, als die Cohäsionskraft des Wassers. Ist dies Letztere der Fall, so läuft der Wasserstrahl eine Strecke weit immer dicker werdend fort bis zu einem Maximum des Querschnittes, um nach diesem sich allmählich wieder zu einem dünneren und dünnsten Querschnitt zusammenzuziehen. Solche An- und Abschwellungen wechseln im weiteren Verlauf immer mit einander ab.

§ 60. Ueber den Abstand des ersten Minimalquerschnittes von der Ausflussöffnung und über die Grösse desselben stellte ich Versuche an, da ähnliche Versuche blos über den Ausfluss aus einem Loch in ebener Wand vorliegen, deren Resultate man nicht einfach auf cylindrisch gekrümmte Flächen übertragen kann.

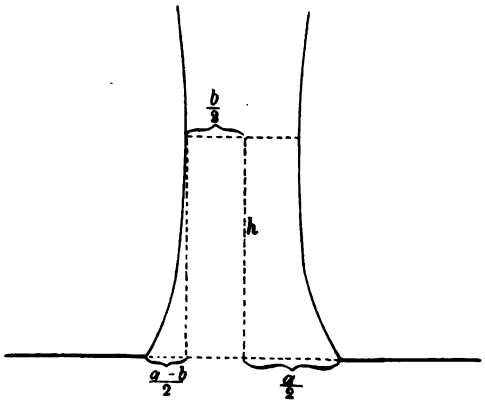
Tabelle 10 enthält die Resultate einiger Versuchsreihen bei Profilmessung; und zwar zeigt sie den Einfluss, welchen die Grösse der Differenz des inneren Flüssigkeitsdruckes und des äusseren Luftdruckes, der auf der Ausflussöffnung lastet, auf Grösse und Abstand des Minimums des aus einem kreisrunden seitlichen [**246**] Loche eines 9 Mm. im Durchmesser haltenden, möglichst dünnwandigen Blechcylinders ausfliessenden Strahles ausübt, für 4 verschieden weite Ausflussöffnungen. Die Grösse dieser Druckdifferenz steigt vom ersten Versuch jeder Reihe bis zum letzten. Da sie nicht gemessen, sondern blos durch Verstellen des Hahnes an der Wasserleitung regulirt wurde, ist sie nicht mit angegeben. Der äussere Luftdruck kann für die Dauer einer Versuchsreihe als constant angenommen werden. Es bedeutet **a** die Weite der Ausflussöffnung, **b** den Minimaldurchmesser des Strahles im Profilbild und **h** den Abstand desselben von der Ausflussöffnung in Mm.

Die 2. und 3. Columne der Tabelle auf S. 52, die Reihen von b und h,

Digitized by Google

ergeben nun, dass das Minimum mit der Zunahme des Flüssigkeitsdruckes also der Ausflussgeschwindigkeit kleiner wird und sich weiter von der Ausflussöffnung entfernt.

Wenn man im Profilbild von einem Ende des Minimaldurchmessers ein Loth auf den Durchmesser der Ausflussöffnung fällt, so ist das ausserhalb des Fusspunktes des Lothes liegende Stück desselben $= \frac{a-b}{2}$. Der Winkel α, den eine vom Rande der Ausflussöffnung nach dem Rande des Minimum im Profilbild gezogene Linie mit a bildet, wird in seiner Tangente ausgedrückt durch den Quotienten $\frac{h}{a-b}$. Die betreffende Columne der Tabelle zeigt, dass dieser Quotient, also auch der Winkel α, sich mit der Zunahme des Flüssigkeitsdruckes vergrössert, woraus hervorgeht, dass der Durchmesser des Minimum in einem geringeren Verhältnisse abnimmt, als der Abstand desselben zunimmt. Die einzige Ausnahme, welche das 4. Glied der 2. Reihe : 5,6* bildet, ist wohl auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen.



Es ergiebt sich demnach folgende Regel:

Das beim Ausflusse aus einer kreisrunden [**247**] seitlichen Oeffnung in der Wand eines aus dünnem Blech gearbeiteten Cylinders sich bildende erste Minimum des Wasserstrahles bei Profilbetrachtung entfernt sich mit der Zunahme der Ausflussgeschwindigkeit continuirlich von der Ausflussöffnung und verkleinert sich zugleich continuirlich, aber in geringerem als der Zunahme des Abstandes entsprechendem Grade.

Digitized by Google

Der Ausfluss aus cylindrischer Wand folgt also anderen Gesetzen als der aus ebener Wand, bei welchem nach Weisbach[1]) das kleinste vorkommende Minimum 0,64 vom Durchmesser der Ausfluss-

Tabelle X.

a	b	h	$\frac{h}{\frac{a-b}{2}}$
0,68 M.	0,52 M.	0,57 M.	7,1
	0,53	0,84	11,0
	0,51	1,58	18,6
1,00 M.	0,89	0,26	4,7
	0,88	0,52	6,1
	0,74	0,84	6,4
	0,68	0,89	5,6*
1,05 M.	0,84	0,57	5,4
	0,83	0,62	5,9
	0,79	0,89	6,9
	0,76	1,00	7,0
	0,57	2,73	11,4
2,12 M.	1,58	1,41	5,2
	1,31	2,37	5,8

öffnung beträgt und seinen grössten Abstand von derselben in einer Entfernung von der Hälfte ihres Durchmessers hat, während hier beim Cylinder trotz des geringen verwendeten Druckes in der 3. Untersuchungsreihe schon ein Durchmesser des Minimums von blos $\frac{0,57}{1,05}$ $= 0,54$ des Durchmessers der Ausflussöffnung, bei einem Abstande desselben vom $\frac{2,73}{1,06} = 2,6$-fachen des Durchmessers der Ausflussöffnung besteht. Andere, nicht in der [**248**] Tabelle enthaltene Beobachtungen zeigten noch kleinere Minima von mehrmals weiterem Abstand.

Als Ursache dieser auffallenden Verschiedenheit sind 2 Gründe denkbar: Erstens hauptsächlich der beim Cylinder ungleiche Zufluss aus der Quer- und Längsrichtung nach der runden Oeffnung, zweitens die Adhaesion des Wassers an der Wand, welche bewirkt, dass auch bei der grössten axialen Geschwindigkeit die Benetzungsschicht

[1]) l. c., S. 58.

Digitized by Google

unbewegt bleibt. Letzteres Moment muss natürlich auch, aber in geringerem Grade, beim Ausfluss aus ebener Wand wirken, und man wäre so im Stande, aus photographisch gewonnenen Bildern des Ausflusskegels den Grad dieses Einflusses der Wand bei verschiedener Ausflussgeschwindigkeit zu berechnen.

§ 61. Tabelle 11 enthält in 4 Beobachtungsreihen Messungen über den Abstand und die Grösse des „Profilminimum" bei gleichem Flüssigkeitsdruck, aber verschieden grosser seitlicher runder Ausflussöffnung in demselben Cylinder. Da

Tabelle XI.

a	b	h	$\frac{h}{\frac{a-b}{2}}$	$\frac{a}{b}$	$\frac{a}{h}$
0,68 M.	0,52 M.	0,57 M.	7,1	1,30	1,19
1,00	0,68	0,89	5,6*	1,47	1,24
1,05	0,76	1,00	7,0	1,38	1,05*
1,05	0,79	0,89	6,9	1,33*	1,18
2,12	1,31	2,37	5,8	1,61	0,89*
1,05	0,84	0,57	5,4	1,25	1,84
2,12	1,58	1,41	5,2	1,34	1,50*
1,05	0,62	0,85	3,9	1,69	1,23
1,12	1,31	1,68	4,1	1,61	1,26

hierbei Voraussetzung ist, dass der Flüssigkeitsdruck genau constant bleibt während der Dauer der Messungen der zu vergleichenden Resultate, diese Bedingung aber bei meinen Untersuchungen nicht vollkommen erfüllt werden konnte, so stimmen die Resultate dieser Messungen sehr wenig überein. Es konnte nämlich blos die städtische Wasserleitung benutzt werden, in welcher selbst während der Nacht der Druck fortwährend schwankte. Die Columnen der a, b und h ergeben, dass mit der Zunahme der Grösse der Ausflussöffnung auch der Durchmesser des Minimum grösser wird, und dass das Minimum zugleich seinen Abstand

Digitized by Google

vergrössert. Columne 4 zeigt mit einer Ausnahme, dass der Winkel α für dieselbe Stromstärke annähernd der gleiche ist, unabhängig von der Grösse der Ausflussöffnung. Ebenso ergiebt sich, dass das Verhältniss der Grösse des Profilminimaldurchmessers zum Durchmesser der Ausflussöffnung: $\frac{a}{b}$ annähernd constant ist. Ueber das Verhältniss des Abstandes des Profilminimum zum Durchmesser der Ausflussöffnung ist aus Columne 1 und 3 nur ersichtlich, dass ersterer mit letzterem beträchtlich wächst und Columne 6: $\frac{a}{h}$ zeigt, dass dies Wachsthum bei den Versuchen ein sehr ungleiches war, was bei der genannten Fehlerquelle nicht zu verwundern ist. Es geht aber doch so viel aus den Messungen hervor, dass bei gleichem Druck der Durchmesser des Minimum annähernd im Verhältniss des Durchmessers der Ausflussöffnung wächst und sich dabei von der Ausflussöffnung entfernt, so dass also hier kein principieller Unterschied von dem Ausfluss aus ebener Wand vorhanden ist; was ich auch noch durch Beobachtungen an weiteren und engeren Cylindern für Oeffnungen von sehr verschiedener Weite bestätigt gefunden habe.

§ 62. Während das Profilbild des Ausflusskegels hauptsächlich abhängig ist von dem inneren Flüssigkeitsdrucke und der absoluten Weite der Ausflussöffnung, zeigt sich das „en face Bild" ausser durch diese, auch hier entsprechend wirkenden Factoren noch in hervorragender Weise bedingt durch das Verhältniss der Weite der Ausflussöffnung zur Grösse des Cylinderdurchmessers, so dass durch gleich grosse Ausflussöffnungen in einem engen und einem weiten Cylinder der Strahl mit wesentlich anderem en face Bild ausfliesst; indem bei ersterem die Convergenz der en face Contouren von Anfang an eine viel geringere ist und das Minimum dabei viel ferner liegt, als bei weiterem Cylinder. Dies wird dadurch hervorgebracht, dass bei relativem Grösserwerden der Oeffnung die Randstrahlen, welche ja mit der Richtung der Tangente an den Rand der Ausflussöffnung beginnen, in einem viel kleineren Winkel zu einander stehen, als bei relativ kleiner Oeffnung, wo ihr Winkel sich 180° nähert.

Digitized by Google

[**250**]. § 63. Wäre das cylindrische Gefäss aus einem Materiale gefertigt, welches neben der genügenden Festigkeit, um dem Seitendruck Widerstand zu leisten, noch die Bildsamkeit besässe, kleineren Druckrichtungsdifferenzen nachzugeben, [eine Annahme, welcher jedoch mit einem anorganischen Materiale schwer zu genügen ist, da der Seitendruck meist erheblich stärker ist als die Druckdifferenzen, welche die verschieden gerichteten inneren Flüssigkeitsstrahlen bedingen], so würde das Rohr allmählich eine Abänderung von der cylindrischen Gestalt erfahren. Dies ist dadurch bedingt, dass nach dem Durchbruch der Wand der Druck nicht mehr allseitig senkrecht und gleich stark auf die Gefässwand drückt, sondern dass ein Theil der schief gerichteten Kräfte, als deren Resultante der senkrechte Druck nach aussen hauptsächlich übrig blieb, jetzt durch den Ausfluss in Wegfall gekommen ist, und somit ausser dem jetzt geringeren senkrechten Druck auf die Wand der Umgebung der Oeffnung noch eine Summe einseitig schief nach der Oeffnung gerichteter Druckkräfte hier angreift. Diese schiefen Kräfte greifen am stärksten an dem Rande der Ausflussöffnung an und streben ihn zu erweitern und vorzuwölben, da das Wasser hier von allen Richtungen von der Innenseite her zusammengedrängt wird und dieser Rand den Stützpunkt abgeben muss für den entstehenden stärkeren Druck an der Stelle und die nachher erfolgende Contraction des Wasserstrahles.

An Gefässen aus einer Mischung von Schweineschmalz und Olivenöl kann man diese Wirkungsweise wenigstens annähernd zur Anschauung bringen (s. S. 61 Anm.).

Aber auch die übrige, die Oeffnung umgebende Wandung wird bei genügender Bildsamkeit an jeder Stelle eine der Resultante der schief und der senkrecht wirkenden Kräfte entsprechende Richtung erhalten und im Ganzen eine konische Gestalt annehmen. Die so entstandene Convergenz der Seiten-Contouren wird im en face Bild im günstigsten Falle die ganze Hälfte der Peripherie des Kreises vertreten und im Profilbilde schon in weiter, auf beiden Seiten gleicher Entfernung von der Oeffnung eine allmähliche Erhebung darstellen. Dies wird bei derselben Bildsamkeit der Wandung um so ausgeprägter sein,

Digitized by Google

je grösser die gestaltende Kraft, das ist die Differenz des inneren Flüssigkeitsdruckes und des äusseren, auf Wand und Oeffnung lastenden Druckes, ist.

§ 64. Ist dabei an die Ausflussöffnung eine cylindrische Röhre, von gleichem Querdurchmesser und gleicher Bildsamkeit, in der Richtung des Strahles angefügt, so wird sie in ihrem Anfangstheil durch den konischen Ausflussstrom an sich nicht vollkommen ausgefüllt, sondern blos durch wirbelartige Nebenströme; sie wird aber an dieser Stelle durch einen bestehenden, piëzometrisch nachweisbaren, negativen Druck allmählich zur konischen [**251**] Form des Wasserstrahles eingezogen werden. Nach einer Stelle des Minimum wird dann die Erweiterung zum definitiven Lumen erfolgen. Dieselbe Gestalt muss entstehen, wenn auch die Strömung so schwach ist, dass kein negativer, sondern blos ein schwächerer positiver Druck vorhanden ist. Es wird alsdann zwar keine Einziehung stattfinden, aber, freilich bedeutend langsamer, durch die schiefen Wasserstrahlen eine Ausbiegung der anderen Stellen sich bilden, bis die Kegelgestalt des contrahirten Strahles annähernd erreicht ist.

Die Bildsamkeit des Wandungsmaterials müsste aber eine sehr hohe sein, denn die richtende Kraft der einzelnen Wasserstrahlen wird schon durch die Adhaesion stark gemindert [?].

§ 65. Würde dies ganze bildsame Gefäss mit seinem Inhalt in comprimirte Luft gebracht, so müsste der Ausfluss in ganz derselben Weise stattfinden als vorher, da überall der gleiche Druck sich addirt und die zur Wirkung gelangende Differenz also dieselbe bleibt. Liesse man jedoch den verstärkten Luftdruck blos auf die Ausflussmündung wirken, indem man den Rand derselben an den einer entsprechenden Oeffnung in der Wand der Kammer kittet, so würde eventuell, wenn der Luftdruck gleich dem inneren Flüssigkeitsdruck ist, gar kein Ausfluss stattfinden. Wäre der Luftdruck aber geringer, so erfolgte der Ausfluss mit einer der Druckdifferenz entsprechenden Geschwindigkeit und Gestalt.

§ 66. Gehen wir nun zur Betrachtung und Untersuchung der Erscheinungen und Wirkungen „in Röhren fliessenden" Wassers über.

Digitized by Google

Haben wir eine gerade, cylindrische, dünnwandige, innen ganz glatte Röhre, welche aus einem Material gefertigt ist, das vom Wasser benetzt wird, so steht beim Durchfliessen des Wassers gleichwohl die Benetzungsschicht desselben an der Wand still, und erst die nächst entfernte Schicht wird durch das Fliessen mit bewegt. Die Geschwindigkeit der Bewegung des Wassers ist in demselben Querschnitt innerhalb jedes axialcentrischen Kreises die gleiche und nimmt von der Axengeschwindigkeit, welche am grössten ist, continuirlich nach aussen ab, so dass sie in der Benetzungsschicht eben gleich Null ist. Dabei muss sich natürlich jeder rascher bewegte Flüssigkeitscylinder an dem langsamer bewegten nächst äusseren reiben, wodurch ein erheblicher Widerstand für die Fortbewegung des Wassers entsteht, der um so grösser ist, je weiter noch die untersuchte Stelle von der Ausflussöffnung entfernt ist, denn um so länger sind die Flüssigkeits- [252] cylinder, deren Reibung an einander überwunden werden muss. Diese innere Reibung bei der Fortbewegung oder der Widerstand gegen die Fortbewegung wächst, ausser proportional der Länge des Rohres, noch annähernd umgekehrt proportional dem Durchmesser desselben, Hagen[1]) und bei engen Rohren, bis etwa 4 Mm. Durchmesser, proportional der Stromgeschwindigkeit, Poiseuille l. c., Hagenbach l. c., Hagen (Pogg. Annal. Bd. 46); bei weiten Rohren dagegen wächst er rascher, annähernd proportional dem Quadrat der Stromgeschwindigkeit, Weisbach[2]), Darcy[3]), Gauchler[4]), Hagen[5]). Nach der Formel des Letzteren ist für einen Meter Rohrlänge dfe Widerstandshöhe

$$B_1 = a\,\frac{u^2}{d} + b\,\frac{u}{d^2},$$

worin u die Geschwindigkeit, d den Durchmesser des Rohres, a und b Coefficienten bezeichnen. Die äussere Reibung durch eventuelle Unebenheit der Röhrenwandung ist dabei mit im Coefficienten a, die Widerstandsänderung durch Temperaturwechsel mit in b enthalten

1) Abhandl. der Acad. d. Wissensch. zu Berlin 1869.
2) l. c., S. 92.
3) l. c.
4) Comptes rendus. April 1867.
5) l. c.

Digitized by Google

(Grashof[1]). Ausserdem ist die Widerstandshöhe unabhängig von der Grösse des in der Flüssigkeit bestehenden Druckes, Coulomb[2]), Darcy l. c.

Der Druck in der Flüssigkeit macht sich auf die Wandung wieder nach allen Richtungen hin geltend; aber wenn auch natürlich die Resultante dieses Seitendruckes noch in der Stammaxen-Radialebene liegt, so steht sie doch nicht mehr senkrecht zur Wand, sondern ist an jedem Querschnitt, entsprechend der Differenz zwischen dem Drucke in dem vorhergehenden Querschnitte und dem nachfolgenden, da letzterer geringer ist, gegen die Richtung des Stromes hin geneigt. Dabei ist aber die Grösse des in dem betreffenden Querschnitt selbst vorhandenen und auf die Wandung in einer nach aussen senkrechten Richtung angreifenden Druckes Widerstand leistend wirksam, so dass also blos eine Neigung von der Richtung der Resultante dieser Kräfte entsteht. Diese Neigung ist demnach um so geringer, je stärker der Widerstand für die Fortbewegung des Wassers ist, z. B. je länger [**253**] das Rohr, und um so grösser, je grösser ceteris paribus die Stromgeschwindigkeit ist.

Obgleich nun die Druckdifferenz zweier nebeneinander liegender Querschnitte in Folge der geringen Differenz des Abstandes von der Ausflussöffnung eine sehr geringe ist, so ist sie doch die wesentliche Veranlassung des Weiterfliessens des Wassers.

§ 67. Dazu kommt dann noch das Beharrungsvermögen des bewegten Wassers, zufolge dessen es, wenn die Röhre gebogen ist, an der entgegenstehenden Wand anprallt und sich eventuell sogar an die gegenüber liegende Wand nicht anschliesst. Damit ist der Seitendruck nicht mehr an allen Seiten desselben Querschnittes gleich, sondern er ist, wie unsere Messungen mit 11 Piëzometern an der Biegungsstelle ergaben, an der Anprallstelle selbst und auch noch, aber weniger, in den zur Biegungsebene senkrechten Durchmessern, je nach der Stärke der Biegung mehr oder weniger über den Druck an den nächsten, weiter stromaufwärts gelegenen Stellen erhöht, an dem der Anprallstelle gegenüberliegenden Theile der Wandung aber bedeutend erniedrigt. Eine Ausgleichung dieser Druckdifferenzen kann nicht zu

[1]) Theoret. Maschinenlehre, Bd. I. S. 487—491.

[2]) Mém. de l'Institut. T. III, pag. 287.

Digitized by Google

Stande kommen, da sie fortwährend neu erzeugt werden. Es besteht somit ein Bestreben, das gebogene Rohr zu strecken, welches gleich ist der Differenz des Druckes an der Anprallstelle und an dem entgegengesetzten Theile desselben Querschnittes. Ist die gebogene Röhre aus bildsamem Material im obigen Sinne, so wird ihre Wand an der Anprallstelle, unter gleichzeitig erfolgender Streckung des Rohres, ausgebuchtet werden.

[Diese Druckdifferenzen auf der concaven und convexen Seite eines gebogenen Gefässrohres und die aus ihnen sich ergebenden Streckungstendenzen sind natürlich um so geringer, je grösser der Strömungswiderstand im Verhältnisse zur Stromgeschwindigkeit ist, und daher im Organismus, wo sich eine enge Capillarbahn anschliesst, relativ gering; gleichwohl aber sind sie an manchen Stellen deutlich von gestaltender Wirkung, so im ganzen Arcus aortae; besonders aber ist der sog. sinus quartus als eine Folge dieser Wirkung aufzufassen.]

§ 68. Ist das Ende einer biegsamen Röhre in einem bestimmten Winkel zum gleichfalls befestigten Anfangsstück fixirt, das zwischenliegende Stück aber sich selbst überlassen, so wird dieses letztere beim Durchströmen des Wassers, wenn nicht ganz bestimmte ungünstige Verhältnisse mitwirken, in der Weise gebogen, dass der Uebergang von der einen Richtung zur gegebenen anderen nicht in einem scharfen Winkel, sondern in ganz allmählicher Biegung erfolgt.

§ 69. Schneidet man in die Wandung eines von Wasser durchströmten „dünnwandigen" Blechcylinders ein rundes Loch, oder schärft man, bei dickerer Wandung, den Rand des Loches derart zu, dass die austretenden Flüssigkeitsstrahlen nicht durch Adhäsion von ihrer Richtung abgelenkt werden, so springt der alsdann „freie" gesammte Strahl aus der Oeffnung zwar noch, wie bei ruhender Flüssigkeit, innerhalb der Stammaxen-Radialebene heraus, aber nicht mehr senkrecht zur Cylinderaxe, sondern der Austritt erfolgt mit der Neigung der Resultante aus dem senkrechten Seitendruck und der Stromgeschwindigkeit. Man erhält hier wieder Gelegenheit, die Entstehung der Re- [**254**] sultante unmittelbar zu beobachten, da nicht jedes einzelne Wassertheilchen schon die ihr entsprechende Richtung hat, sondern diese Richtung der Resultante erst durch das

Digitized by Google

Zusammenwirken der von allen Seiten her, zum Theil mit ungleicher Kraft, zuströmenden Wasserstrahlen fortwährend von neuem gebildet wird. Betrachtet man bei runder Ausflussöffnung die Gestalt des Strahles an seinem Ursprunge genauer, so zeigt sich zunächst, dass das en face Bild in allen Zügen und auch in den Bedingungen seiner Variationen vollkommen den in § 59—62 beschriebenen Verhältnissen entspricht. Dies Verhältniss ist ohne weitere Erklärung verständlich, da sich blos die Stellung des betreffenden Querschnittes, nicht aber die Anordnung der Kräfte in ihm, noch diese selber, verändert haben.

Das Profilbild dagegen zeigt mit der Neigung des Strahles wichtige Veränderungen, indem es mit der Zunahme der Neigung immer schmaler wird, wobei der vordere Profilcontour immer länger am freien Strahl seine ursprüngliche, der Stromrichtung entsprechende, Richtung behält, also erst später und allmählicher sich umbiegt, während der hintere Profilcontour immer rascher sich umbiegt und daher immer niedriger wird. Damit ist auch das Querschnitts-Minimum weniger ausgeprägt und rückt zugleich näher an die Ausflussöffnung heran. Dies erklärt sich auf folgende Weise: Die Bewegungsgrösse der zufolge des inneren Flüssigkeitsdruckes von allen Seiten nach der Oeffnung, als einem locus minoris resistentiae, hinströmenden Flüssigkeitsstrahlen wird in deren stromaufwärts von der Mitte der Oeffnung gelegenem Theile durch die Stromgeschwindigkeit verstärkt und nach der Richtung derselben abgelenkt, wogegen die von unterhalb der Mitte der Oeffnung herkommenden Strahlen gegen die Stromkraft sich bewegen müssen und dabei um so mehr von ihr überwunden werden, je grösser die Stromkraft im Verhältniss zum Seitendruck ist, je stärker also auch die Neigung des ausfliessenden Strahles ist. Die Nothwendigkeit der Abnahme des Profildurchmessers eines aus einer kreisrunden Oeffnung ausfliessenden Strahles bei Zunahme der Neigung desselben zur Ebene des Kreises ergiebt sich aus der Projectionslehre. In den übrigen Verhältnissen variirt auch das Profilbild des Strahles nach den in § 60—62 angegebenen Principien.

§ 70. Hat die Wandung des Cylinders wieder die gehörige Bildsamkeit, so wird sie auch wieder entsprechend den Kraftver-

Digitized by Google

hältnissen der von allen Seiten zufliessenden Wasserstrahlen umgebildet werden, so dass sie hier also zu einem breit [**255**] gedrückten geneigten Ursprungskegel sich formt, dessen vorderer Theil viel ausgedehnter und ausgebildeter ist als der hintere. Ist wieder ein gleich bildsames cylindrisches Rohr an die Oeffnung angefügt, so wird dasselbe in seinem Anfangstheile allmählich entsprechend der Richtung und Form des „freien" Strahles umgestaltet, selbst wenn es eine abweichende Richtung haben sollte; zu dieser wird dann der Uebergang durch allmähliche Biegung unter gleichzeitiger Ausbuchtung an der Anprallstelle hergestellt, falls das Rohr im weiteren Verlaufe fixirt ist[1]).

Neue Methode zur Bestimmung der Zunahme des Widerstandes bei Zunahme der Stromgeschwindigkeit.

§ 71. Durch die Auflösung der Richtung des frei ausspringenden Strahles in Componenten, in die Stromgeschwindigkeit und den senkrecht nach aussen wirkenden, durch den Widerstand für die Fortbewegung bedingten inneren Flüssigkeitsdruck ist zugleich eine,

[1]) Diese Ableitung wurde damals auf folgende Weise experimentell geprüft: Auf eine Glasplatte wurden zwei parallele Leisten der weichen, aus einer Mischung von Schweineschmalz und Olivenöl gebildeten, Masse aufgelegt; und auf diese wurde, nach Anbringung einer kanalartigen Unterbrechung in der Mitte der einen Leiste und nach Verlängerung dieses Kanales, eine zweite Glasplatte gelegt und aufgedrückt. In den so gebildeten verzweigten Kanal wurde dann mit einem Gummischlauch ein kräftiger Wasserstrahl geleitet. Da die weichen Mauern des Kanales an den Glastafeln gut adhaeriren und zudem dick gemacht waren, so widerstanden sie eine kurze Zeit dem Seitendruck, während an der seitlichen Ausflussstelle die schiefen inneren Flüssigkeitsstrahlen ein wenig modellirend wirkten.

Ein erheblich besseres Resultat ergab eine später getroffene Versuchsanordnung, deren Wesentliches in der Verwendung zweier verschieden fester Materialien besteht, einer äusseren festeren (aus 3 Theilen Wachs und 1 Theil Rindsfett) zum Widerstand gegen den Seitendruck und einer innen 1 Millimeter dick aufgetragenen breiig weichen Masse (aus Butter mit etwa $^1/_5$ ihres Volumens Olivenöl). Jetzt gelang es dem bei unserer Anordnung im Verhältnisse zum Seitendruck relativ starken Flüssigkeitsstoss in der weichen Auskleidung des Rohres einen deutlichen Ursprungskegel, wenigstens im Groben richtig, zu modelliren. Die Reinheit der Contouren wird dabei durch die grobe körnige Structur des Fettes gestört. Doch liesse sich der Versuch bei weiterer Sorgfalt leicht wesentlich verbessern. Hier genügte mir die Feststellung des Principiellen, da eine direkte Uebertragung der dabei stattfindenden blos mechanischen Wirkungsweise auf die Modellirung der lebenden Gefässwand, wie unten dargelegt wird, so wie so nicht zulässig ist.]

Digitized by Google

wie ich glaube, neue und sehr einfache Methode gefunden, die Zunahme des Widerstandes bei Zunahme der Stromgeschwindigkeit zu bestimmen; eine Methode, welche darin besteht, dass man bei Gleicherhaltung aller übrigen Umstände die Stromgeschwindigkeit ändert und die entstehende Aenderung des Neigungswinkels des „frei" ausspringenden Strahles misst. Es fand sich diese Methode in der erwähnten älteren Literatur und auch in dem neuen, citirten Werk von Grashof weder angeführt noch verwerthet. Bei ihrer Anwendung ist aber wohl zu berücksichtigen, dass zum freien Ausspringen des Strahles ein messerscharfer Rand der Ausflussöffnung nöthig ist. Beobachtungen mit dieser Methode an 9 und 14 Mm. weiten cylindrischen Röhren ergaben, indem bei einem Wechsel der Stromgeschwindigkeit um etwa das Sechsfache ceteris paribus der frei ausspringende Strahl, blos seine Sprungweite entsprechend ändernd, ganz dieselbe Richtung behielt, während er bei den geringsten Aenderungen der Endausflussöffnung oder der Neigung des Rohres entsprechend variirte, dass die Hagen'sche Formel für Röhren von dieser Weite innerhalb des von mir verwendeten Druckes von 5 Fuss Druckhöhe noch nicht anwendbar ist, sondern dass hierbei der Widerstand noch genau proportional der Stromgeschwindigkeit wächst.

Denn das Verhältniss zwischen dem Winkel des frei ausfliessenden Strahles und der Resultante aus Stromgeschwindigkeit und innerem Flüssigkeitsdruck mag ursprünglich sein, welches es wolle, es mag an lebendiger Kraft und an Richtung beliebig viel verloren gehen; wenn bei der Veränderung zweier Componenten von constanter Richtung die Resultante dieselbe Richtung behält, müssen die Componenten in gleichem Verhältnisse sich verändert [**256**] haben. Ebenso kann dieselbe Methode auch zur Prüfung des Gesetzes, dass der Widerstand proportional dem Abstand von der Ausflussöffnung ist, verwendet werden.

§ 72. Aus verschieden grossen seitlichen Oeffnungen desselben durchflossenen Cylinders springt ceteris paribus der Strahl unter derselben Richtung zur Cylinderoberfläche aus, was verständlich

Digitized by Google

ist, wenn man bedenkt, dass Stromkraft und Seitendruck dabei immer in gleichem Verhältniss an Wirkungsfeld gewinnen.

Ferner zeigte sich, dass aus seitlichen Löchern im Cylinder der Strahl um so steiler ausspringt, je näher sie der Endausflussöffnung des Cylinders liegen, falls dieselbe kleiner ist als der Querschnitt des Cylinders.

§ 73. Setzte man eine Kammer mit comprimirter Luft an die seitliche Ausflussöffnung des Rohres an, so könnte der Seitendruck blos mit der Differenz des Luftdruckes in der Camera und dem inneren Flüssigkeitsdruck wirken; die Richtung und Kraft der Strömung im Rohre würde daher die Resultante mehr beeinflussen; der Strahl also unter spitzerem Winkel und mit entsprechend niedrigerem und weniger verjüngtem Ursprungskegel entspringen. Dabei würde die Gestalt des Ursprungskegels nochmals im gleichen Sinne durch die erwähnte Abnahme der Druckdifferenz verändert, so dass der Abstand seines Minimaldurchmessers von der Ausflussöffnung sehr gering, und der Minimaldurchmesser selber relativ gross, das Minimum also wenig ausgeprägt ist.

§ 74. Dasselbe muss stattfinden, wenn statt der Camera mit comprimirter Luft ein im oben erörterten Sinne bildsames Rohr von solcher Länge angesetzt wird, dass der Widerstand in ihm an seiner Ursprungsstelle gerade so gross ist, als der der comprimirten Luft war. Es wird dann die Umgestaltung am Anfangstheile desselben eine zwar die charakteristischen Contouren zeigende, aber doch nur wenig ausgeprägter und nur an einem sehr niedrigen Theil erfolgende sein, falls nicht etwa noch das Bestehen einer Differenz zwischen der Richtung der Röhre und der Richtung des unter gleichem Widerstande frei ausspringenden Strahls eine Anfangsbiegung der Röhre mit Ausbuchtung verursacht.

Ist eine solche Richtungsdifferenz wirklich in erheblichem Maasse vorhanden, dabei die Röhre aber aus einem für die im Wasserstrahl wirkenden Kräfte vollkommen bildsamen Material, so wird die Gestalt des Ursprungskegels [**257**] durch die alsdann entstehende Biegung und Ausbuchtung gleichwohl nicht alterirt,

Digitized by Google

denn die letzteren werden alsdann erst jenseit des Ursprungskegels stattfinden (vergleiche Taf. I, Fig. 8.)

§ 75. Wenn dagegen die Bildsamkeit des Wandungsmaterials eine weniger vollkommene ist, so wird bei der angenommenen Richtungsdifferenz der seitlich ausfliessende Strahl nicht im Stande sein, das Anfangsstück der Röhre vollkommen in seine Richtung zu bringen; es muss demnach der Anprall an dem hinteren Theile der Wand schon des Ursprungskegels stattfinden, wodurch die sonst gegen das Lumen des Astes convexe Biegung des hinteren Profilcontours in ihrem äusseren Theile bis zur geraden Linie abgeschwächt oder gar in eine Concavität umgewandelt wird (s. Taf. I, Fig. 3 und 7). Die Convergenz des hinteren Profilcontours in seinem äusseren Theile gegen den vorderen kann dabei auch aufgehoben werden, so dass Parallelismus beider Contouren gleich nach der starken Ursprungsbiegung des ersteren, oder gar Divergenz entstehen kann. Der Grad dieser Veränderung ist natürlich abhängig, ausser von der Bildsamkeit des Wandungsmaterials, von der Stromstärke des Seitenstrahls, von der Differenz der Richtung des Rohres mit der des frei ausfliessenden Strahles, und von der absoluten Grösse des wirklichen Ursprungswinkels. Letzteres deshalb, weil bei grossem Ursprungswinkel nach § 69 der Abstand des Profilminimum ein viel beträchtlicherer ist, als bei spitzem Winkel, wo er so niedrig ist, dass kaum Gelegenheit zum Anprall vorhanden ist, so dass die Ausbuchtung hier fast allein erkennbar den folgenden Theil des Rohres betrifft.

§ 76. Ich breche hier die Mittheilung hydraulischer Untersuchungen und Betrachtungen ab, da ich über die weiterhin, nämlich zum Verständniss der Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe zu behandelnden, theilweise zum ersten Mal aufgeworfenen Fragen über das Wesen des Rückstosses der Flüssigkeiten und über seine Wirkung nicht blos beim Ausfluss, sondern auch beim Durchfluss durch Röhren, über die Grösse des Wasserstosses innerhalb gebogener Röhren und über die eventuelle Zerlegbarkeit eines gepressten Wasserstrahles in Componenten, bei der Schwierigkeit derselben und beim Mangel des Vorhandenseins von Vorarbeiten, nochnicht zu festen, auf unzweideutige Experimente gegründeten Ansichten gekommen bin.

Digitized by Google

2. Uebereinstimmung der Ursprungskegel der Blutgefässe mit der Gestalt „frei" ausspringender Flüssigkeitsstrahlen.

§ 77. Wenn wir nun untersuchen, ob und wie weit die entwickelten hydrodynamischen Erscheinungen mit den oben geschilderten Gestalt- und Richtungsverhältnissen der Blutgefäss- [258] verzweigungen übereinstimmen, und wenn dies der Fall ist, unter welchen Bedingungen ein sich Geltendmachen der hydrodynamischen Kräfte bei der Gestaltung der Blutgefässe denkbar ist, so tritt zunächst folgendes auffällige Verhalten hervor:

Regel XVI: Die Gestalt des Lumens der Astursprünge, der Ast-Ursprungskegel zeigt in vielen Fällen alle die charakteristischen Merkmale des „frei" aus einer seitlichen „runden" Oeffnung eines von Wasser durchflossenen Cylinders ausspringenden Strahles.

Regel XVII: Diese Gestalt der Astursprungskegel variirt mit der Aenderung der gleichen Umstände und in der gleichen Weise, wie die Gestalt solcher frei ausfliessenden Strahlen: nämlich für das Profilbild mit dem Neigungswinkel gegen die Stammesaxe und mit der absoluten Grösse der Oeffnung und für das en face Bild noch mit der relativen Weite der seitlichen Oeffnung resp. des Astes zur Weite des Stammes; das en face Bild beider ist unabhängig von der Neigung des Astes zum Stamme, und das Profilbild unabhängig von der relativen Weite des Astes (§ 39—54, § 59—62 und § 69).

Ausserdem ist noch wahrscheinlich, dass die Druckdifferenz, wie beim freien Strahl (§ 60), auch bei den Arterienästen auf die Gestalt einwirkt, da nach § 42 die bezüglichen Gestaltungen nicht blos an den grösseren Arterien ausgesprochener sich finden als an den Verzweigungen der V. portae, sondern auch caeteris paribus Verschiedenheiten in ihren relativen Dimensionen erkennen liessen.

Ferner zeigt sich auch noch eine Uebereinstimmung in den Richtungsverhältnissen, indem der Astursprung in beiden Fällen innerhalb der Stammaxen-Radialebene erfolgt (§ 8, § 58 und 69).

Digitized by Google

Die Gestalt der Gefässursprünge stimmt noch mehr überein mit der Gestalt der Verzweigungen von Röhren, welche, aus einem für die hydrodynamischen Kräfte bildsamem Materiale bestehend, längere Zeit von Flüssigkeit durchströmt worden sind, indem in diesem Falle auch die Basis der Astursprünge die beschriebenen charakteristischen Formen der Basis der Gefässursprünge [z. B. die hydrodynamisch bedingte, annähernd „ovale" Gestalt] annimmt (§ 63, 64, 70 und 74).

3. Anpassung der „lebenden" Gefässwandung an die gestaltenden Kräfte des Blutstrahles.

§ 78. Diese evidente Uebereinstimmung wird wohl Niemand als Wirkung der specifischen Function der Organe oder des Organismus, welchem die Blutgefässe zugehören, oder gar als durch äussere Einwirkungen auf die Organe bedingt hinstellen [**259**] mögen; schon deshalb nicht, weil diese beiden Momente bei den verschiedenen Organen ganz verschieden, die bezüglichen Erscheinungen aber den Gefässen dieser verschiedenen Organe gemeinsam sind.

Es bleibt somit blos die Alternative, dass hier eine Anpassung an die vorhandenen und daher auch wirkenden Kräfte des Blutstromes stattgefunden habe, oder, dass andererseits die Anlage und das Wachsthum der Gefässe durch zwar den verschiedenen Organen gemeinsame, aber von der blutleitenden Function der Gefässe und dem gestaltenden Einflusse derselben unabhängige morphologische Gesetze bestimmt würden, welche selbständigen Gesetze aber zufälliger Weise genau das hertellten, was bei Geltendwerdung dieser, nicht zu erkennbarer Wirkung gelangten specifischen Kräfte entstanden sein würde.

Ich entscheide mich für die erstere Auffassung dieser Alternative, indem die zweite mir nicht weiterer Discussion werth erscheint.

Danach liegt die Nöthigung vor, zu untersuchen, welche Eigenschaften eine so eminent anpassungs- und zugleich widerstandsfähige Masse haben müsse.

Die Besonderheit dieser Eigenschaften zeigt sich am deutlichsten bei einem Vergleich mit den Eigenschaften und dem daraus hervor-

Digitized by Google

gehenden Verhalten nicht lebender elastischer Membranen. Wenn eine solche Membran durch eine Kraft gespannt ist, so kann eine noch hinzukommende spannende Kraft höchstens in dem Verhältniss ihrer Stärke zu der schon spannenden Kraft, im Falle sie nämlich in derselben Richtung wirkt als diese, eine weitere Gestaltveränderung hervorbringen. Die Folge ist, dass beispielweise eine Zuwachskraft von $^1/_{100}$ die vorhandene Gestalt blos um $^1/_{100}$ weiter von derjenigen Gestalt zu entfernen vermag, welche die Membran annimmt, wenn sie ganz sich selbst überlassen ist. Dem entsprechend sieht man durch die Wirkung der relativ schwachen schief angreifenden Kräfte beim Ausfluss eines Strahles durch eine seitliche Oeffnung selbst in einem sehr dünnwandigen Gummirohr keinen erkennbaren Ausflusskegel an der Gummiwandung sich bilden[1]).

Das lebende Gefässbildungsmaterial dagegen zeigt die wunderbare Fähigkeit [**260**] auch bei sehr grosser „Spannung" in einigen Richtungen noch vollkommen ganz geringen Druck- [besser „Stoss"-]wirkungen in anderer Richtung nachzugeben: eine Eigenschaft, welche blos lebendige Substanz haben kann[2]).

Um noch einige Beispiele wahrscheinlicher Anpassung an die Kräfte des Blutstromes anzuführen, erwähne ich die Glattheit der Innenwandung der Blutgefässe; die, falls nicht starke Biegungen erfolgen, runde Beschaffenheit des Querschnittes der Gefässe in ihrer Continuität; die grössere Stärke der Wandung der Arterien als der Venen (Descartes, diss. de meth. V.) etc., und besonders die Bildung von Hauptbahnen, welche, wie wir S. 19 sahen, im Gefässhof des Hühnchens rasch aus einer unregelmässig netzförmigen Anlage sowohl im arteriellen wie im venösen

[1]) Dass dies aber nicht die Folge einer etwa in elastischen Häuten stattfindenden Druckausgleichung sein kann, ergaben weitere von mir angestellte Versuche an dünnwandigen, rechtwinkelig verzweigten und an der Verästelungsstelle mit vielen Piezometern versehenen Gummiröhren, indem sich hier an den entgegengesetzten Stellen der betreffenden Querschnitte dieselben Druckdifferenzen zeigten als an gleich geformten Blechrohren.

[2]) Aus dieser Aeusserung geht wohl hervor, dass ich nicht die Meinung vertreten habe, diese Anpassung der Gefässwandung geschehe an ihr als passivem Gebilde durch die directe modellirende Wirkung des Blutstrahles wie an dem Fettmodell. Weiteres siehe Nr. 2 S. 324 und 334 u. f.]

Digitized by Google

Abschnitt entstehen, nachdem die Bewegung des Blutes begonnen hat; und ferner noch die radienförmige Anordnung dieser Stämme im Gefässhof von dem Ursprungspunkt aus, resp. nach dem Vereinigungspunkte hin[1]).

[Die „typische" Lage solcher Hauptbahnen und Aeste in Ort und Richtung ihres „Verlaufes" müssen fast so wie die Verästelung selber zum grossen Theil durch andere, ausserhalb des Blutstromes gelegene Momente gegeben resp. bestimmt werden.]

Ich will hier noch ein biologisch interessantes Factum erwähnen, welches darauf hinweist, dass aus ganz verschiedenen Ursachen Aehnliches hervorgehen kann; nämlich die Thatsache, dass der Ursprung der Blattstiele und besonders der Aeste der Bäume häufig im Allgemeinen ähnliche Formen zeigt, wie wir sie hier beim Ursprung der Blutgefässe gesehen haben.

§ 79. Die vollkommene Wiedergabe der Gestalt des frei ausspringen-

---

[1]) Vergleiche dazu: Thoma, Ueber die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystemes 1893, S. 26 u. f., wo sich wesentlich derselbe Gedanke ausgesprochen findet.

Weitere bezügliche Anpassungen an die eigene Gestalt des bewegten Blutes sind die Sinus Valsalvae, welche Abgüsse der Wirbel darstellen, die beim Rückfluss des Blutes bis zum Klappenschluss entstehen, die entsprechenden Buchten neben den Venen- und Lymphgefäss-Taschenklappen, ferner die von H. Stahel nachgewiesenen spindelförmigen Anschwellungen der Gefässe hinter starken Biegungen derselben (Lit. s. o. S. 240). Ich vertrete also die Auffassung, dass die Gestalt des Lumens der Arterien und Venen durch die hämodynamischen Kräfte bedingt und vermittelt ist und dass bei der Ausbildung dieser Gestalt eine besondere, vital, d. h. durch Wachsthum und sonstige vitale Leistungen vermittelte Anpassungsfähigkeit der Gefässwandung an diese Kräfte betheiligt ist.

Thoma sucht (loco cit. und bereits seit 1882 in mehreren gründlichen Arbeiten) ein gleiches hydrodynamisches Bedingtsein für die Gestaltung der Capillaren wie für die Dicke der Gefässwandung und die Weite des Lumens der grösseren Gefässe nachzuweisen.

Bei dieser principiellen Uebereinstimmung, welche viele Berührungspunkte seiner Arbeiten mit den meinigen bedingt, wäre es wohl von Nutzen gewesen, wenn Thoma meiner Abhandlungen (Nr. 1 und 2, sowie die Erörterung über die Regulation der Weite der Gefässe Nr. 4 S. 150 u. f.) nicht blos bei einigen speciellen Anlässen gedacht hätte. Es hätte gewiss die Auffassung seiner Leser erweitert zu erfahren, dass bereits eine überaus vollkommene Anpassungsfähigkeit der Gefässwand an die hydrodynamisch bedingte eigene Gestalt des Blutstrahles auf gutes Beweismaterial gestützt vertreten wurde; und Thomas' noch wenig gestützte Auffassung von der Anpassung der Capillaren gewinnt durch Heranziehung dieser Ergebnisse wesentlich an Wahrscheinlichkeit.]

Digitized by Google

den Strahles ist blos möglich, wenn er wirklich ungehemmt in der Richtung entspringen kann, welche ihm, zufolge des Verhältnisses von Stromgeschwindigkeit und Seitendruck, „hydrodynamisch" zukommt; denn, wenn man ihn von dieser Richtung abzulenken versucht, erfährt er Aenderungen dieser Gestalt; daraus ergiebt sich die

Regel XVIII: Wo der Astursprung vollkommen die charakteristische Gestalt des frei ausspringenden Strahles hat; erfolgt der Ursprung in der haemodynamisch bedingten Richtung zum Stamme.

§ 80. Da aber die Richtung kurz nach einander aus demselben Stamme entspringender und an ihrem Ursprung die Gestalt frei ausspringender Strahlen zeigender Aeste oft nicht die gleiche ist, so beweist dies nunmehr, dass in diesen Aesten die hydrodynamischen Verhältnisse nicht die gleichen sein können, dass der Druck und dem entsprechend, im umgekehrten Verhältniss, auch die Ge- [**261**] schwindigkeit in ihnen ungleich sein müssen; denn im Stamme selber kann eine so erhebliche Verschiedenheit der hydrodynamischen Verhältnisse, falls nicht gleichzeitig starke Aeste auf der anderen Seite abgehen, an einander so nahen Querschnitten nicht bestehen. Es dünkt mich auch nicht unwahrscheinlich, dass an vielen Stellen des Körpers die relative Grösse der Capillarbezirke und die Weite und Länge der Capillaren nebeneinander entspringender Arterien und somit auch die Widerstände in ihnen nicht die gleichen sind.

Die Regeln 11 und 12, §§ 36 und 37 besagen, dass die grösseren Arterien im Allgemeinen unter spitzeren Winkeln abgehen, als die relativ schwächeren; es muss daher, soweit ihr Ursprung die Gestalt frei unter diesem Winkel ausspringender Wasserstrahlen zeigt, der Flüssigkeitsdruck in ihnen schwächer sein, als in neben ihnen, aus demselben Stamme unter grossem Winkel entspringenden kleineren Gefässen, falls der Ursprung derselben, wie es oft vorkommt, in seiner Gestalt gleichfalls derselben Bedingung entspricht.

§ 81. Aus dem häufigen Vorkommen hydrodynamisch gestalteter Ursprungskegel an den Arterienästen ergiebt sich die

Regel XIX: Der Ursprung der Aeste erfolgt häufig unter

Digitized by Google

dem, den hydrodynamischen Verhältnissen entsprechenden Winkel; und danach erst erlangt der Ast durch Umbiegung die functionell nöthige Richtung, welche ihn zu seinem Verbreitungsbezirk führt.

Wenn an einer Stelle diese Regel [infolge starker äusserer Wirkungen] nicht zur Geltung gekommen ist, so wird, falls der Ursprungswinkel ein für die hydrodynamischen Verhältnisse zu grosser ist, abgesehen von Strudelbildungen [?] im Stamme, an der hinteren Wand des Astes ein Anprall des in denselben einfliessenden Blutstromes stattfinden.

Ist in diesen Fällen die sonst vorhandene Bildsamkeit der Gefässwandung nicht ganz aufgehoben, so muss der sonst bis zur Stelle des definitiven, resp. des Minimalquerschnittes hin gegen das Lumen des Astes convex gebogene hintere Profilcontour in dieser Biegung abgeschwächt werden, sei es bis zur geraden (s. Taf. I, Fig. 5) oder gar concaven (s. Fig. 3) Gestalt. Im letzteren Falle kann die Biegung geringer sein als die des vorderen Profilcontours, wobei dann also eine Convergenz beider Contouren noch fortdauert; oder sie kann ihr gleich sein, so dass Parallelismus beider Contouren gleich nach der starken Ursprungsbiegung des hinteren Profilcontours stattfindet; oder sie kann noch stärker sein, so dass der hintere Profilcontour eine Ausbuchtung bezeichnet. Durch Annahme einer solchen Entstehungsweise glaube ich, die im § 48 geschilderten, entsprechenden Abweichungen des hinteren [**262**] Profilcontours von der gewöhnlichen Gestalt einem Verständniss näher rücken zu können.

Da an einem durchflossenen Rohre allein aus hydrodynamischen Kräften ein vollkommen rechtwinkeliger Astursprung auch beim stärksten Drucke nicht vorkommen kann (§ 69), so ist es danach auch verständlich, dass an, trotzdem rechtwinkelig abgehenden Arterienästen (s. Fig. 5) der hintere Profilcontour in seinem äusseren, jenseits der starken Anfangsbiegung liegendem Theile stets gestreckt, oder, wie an absolut stärkeren Aesten (Fig. 8), concav ist. Nie aber kann bei den Aesten der durchflossenen Röhren des Organismus die bei hydrodynamisch-freiwilligem rechtwinkeligem Ursprunge (der nach § 58 blos erfolgt, wenn der Zufluss von beiden Enden des Cylinders

Digitized by Google

her erfolgt) vorhandene Gleichheit des hinteren Profilcontours mit dem vorderen Profilcontour des Ursprungskegels vorkommen.

Diese Gestaltverhältnisse müssen demnach auch zeigen, und zeigen in der That die Ursprünge der rückläufigen Gefässe.

Ausnahmen bilden aber die Ausgüsse der vier corrodirten Coronararterien des Herzens, deren Ursprungskegel mit dem Stamme Winkel von 126° bildeten, ohne dass eine Ausbuchtung an dem hier überhaupt in unserem Sinne nicht recht formal charakterisirten hinteren Profilcontour zu erkennen war[1]). Nach der Besichtigung einiger Wachsausgüsse zu urtheilen, ist aber die Gestalt dieses Ursprungskegels verschieden und scheint mit der Höhe des Ursprungs der Coronararterien im Verhältniss zu den Semilunarklappen zu wechseln, worüber ich mir genauere Untersuchungen und Mittheilungen vorbehalte.

Einige rückläufige Gefässe entspringen unter spitzen Winkeln und biegen sich dann zurück; an ihnen hat der hintere Profilcontour manchmal die „freiem" Ausfluss entsprechende Gestalt.

§ 82. Nach diesen Ausführungen bleiben von den aufgestellten Regeln blos die auf die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe, resp. die auf die Richtung des bei der Zusammenmündung zweier Venen sich bildenden Stammes bezüglichen Regeln, so wie die häufige Ausbuchtung des Stammes kurz nach der Astabgabe auf der Seite derselben (§ 49) ohne Erklärung.

Wenn es vergönnt ist, für den Fall, dass ich nicht in die Lage kommen sollte, morphologisch weiter arbeiten und die bezüglichen Fragen selbst behandeln zu können, meine gegenwärtige Ansicht über die Ursachen dieser Erscheinungen auszusprechen, um vielleicht

[1]) Die Bedeutung dieses Verhaltens ist die, dass in diesen Fällen das Blut überwiegend während der Diastole in diese Aa. coronariae cordis einströmte, so dass eigentlich der Astwinkel in umgekehrter Richtung zu messen wäre und somit 54° beträgt. Es muss sehr lehrreich sein, die Grösse dieses Winkels sowie die genaue Gestalt des Ursprungskegels in zahlreichen und verschiedenen Fällen, nämlich bei hohem und tiefem Ursprung der Aa. coronariae im Verhältniss zu der Höhe der Semilunarklappen, zu bestimmen und zu vergleichen. Auf diese Weise lässt sich feststellen, wie weit jeder der beiden Gegner: Hyrtl und Brücke in dieser Streitfrage der sogenannten Selbststeuerung des Herzens im Rechte war. Doch müssen dabei die allgemeinen Erfahrungen über die Wirkungen äusseren Zuges an einem Gefässe auf die Gestaltung seines Ursprungskegels (s. S. 73) gebührend berücksichtigt werden.]

Digitized by Google

anderen Bearbeitern sei es als Ausgangspunkt der Untersuchungen oder der Kritik zu dienen, so muss ich sagen, dass ich auch sie für hydrodynamisch bedingt halte, obwohl für die Ablenkungsregeln auch rein morphologische Entstehungsweisen sehr wohl denkbar sind, wozu noch kommt, dass man an den Pflanzen ähnliche Erscheinungen sehr verbreitet findet. Welche [**263**] hydraulischen Kräfte ich nach den wenigen bis jetzt angestellten bezüglichen Versuchen als dabei wirksam vermuthe, geht aus den in § 76 aufgeworfenen Fragen hervor.

Von der Richtung des Anfangstheiles des Venenstammes glaube ich, dass sie die Resultante der sich vereinigenden Ströme ist und in ähnlicher Weise gebildet wird, nur vielleicht mit anderem Verlust an Richtung und lebendiger Kraft, als bei freien, unter einem Winkel sich treffenden und danach vereinigt, in einer dem Parallelogramm der Kräfte entsprechenden Richtung, weitergehenden Strahlen. Nur bei solcher Richtung des Venenstammes wird der Anprall der Blutströme der sich vereinigenden Venen an der Wand des Stammes auf beiden Seiten der gleiche und somit hydrodynamisch keine Veranlassung zu einer Aenderung gegeben sein.

4. Ursachen der Abweichungen von den hydrodynamischen Gestaltungen.

§ 83. Um noch die Ursachen der Ausnahmen von unseren Regeln einer kurzen Besprechung zu unterziehen, so ist es zunächst wohl selbstverständlich, dass an Organen, welche durch fortwährende äussere Einwirkung in ihrer Gestalt verändert werden, und noch mehr an den muskulösen, in ihrer ganzen inneren Anordnung der Theile den bedeutendsten Aenderungen ausgesetzten Organen Abweichungen sich finden müssen. Die bei dieser Regellosigkeit auffällige Erscheinung ist aber, dass nach § 36 gerade an den Arterien der Extremitäten die feinen Aeste unter, einer Regel folgenden, grossen Winkeln entspringen und auch sonst regelmässige Gestalt der fast stets in der Stammaxen-Radialebene erfolgenden Ursprünge zeigen, obgleich sie doch nicht minder bei der Muskelcontraction verzerrt werden, als die grösseren. Dies Verhalten erklärt sich sehr ein-

Digitized by Google

fach, wenn man bedenkt, dass die Höhe des Ursprungskegels dieser feinen Aeste die Dicke der Gefässwand des Stammes nicht erreicht (vergl. auch S. 12).

Aeusserem umgestaltendem Druck und Zug sind ausser den oberflächlich gelegenen Körpertheilen auch alle Organe der Bauch- und Brusthöhle in höherem oder geringerem Grade ausgesetzt und von jeher ausgesetzt gewesen, wodurch denn eine vollkommene Anpassung an die hydrodynamischen Kräfte unmöglich wurde. Ich glaube auch an der Leber die meisten Ausnahmen von den Ablenkungsregeln an denjenigen Verzweigungen gesehen zu haben, deren Verzweigungsebene in der Längsrichtung des Körpers oder schief zu dieser Richtung stand[1]); dagegen fand sich die vollkommenste Uebereinstimmung an den grossen, in der Querschnittsebene des Körpers gelegenen Verzweigungen des rechten [**264**] Leberlappens des Menschen. Noch evidenter war dieser Unterschied an der Krokodilleber, welche zugleich als Centrum tendineum dient, und an welcher sogar die Gefässe nicht rund, sondern entsprechend der Richtung des Zuges stark abgeplattet waren.

Die Unregelmässigkeiten an Verzweigungen von weniger als 0,3 Mm. Aststärke können leicht durch physiologischen oder unphysiologischen Druck auf die Organe entstehen, ebenso wie die Unregelmässigkeiten an dünnen Rändern der Organe.

Wenn ferner, wie in § 26 beschrieben ist, eine morphologische Nöthigung vorhanden ist, die bei der Astabgabe veränderte Richtung des Stammes nicht beizubehalten, sondern wieder zur ursprünglichen Richtung zurückzukehren, so ist es nicht zu verwundern, dass in diesen Fällen auch die Ablenkung des Stammes von vornherein verhältnissmässig etwas zu gering ist. Dieses Vorkommniss spricht gerade für ein nicht morphologisches Bedingtsein der Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe.

In diese Gruppe gehören auch noch die anderen morphologisch bedingten Abweichungen von der „hydrodynamischen

[1]) Dies betrifft am augenfälligsten die Verästelung des grossen (von Hyrtl übersehenen) aufsteigenden Astes der Vena portae, welcher in Beziehung zu der besonderen Dicke des rechten Leberlappens steht.]

Digitized by Google

Selbstgestaltung", nämlich einmal das Vorkommen grösserer oder kleinerer Astwinkel, als den hydrodynamischen Verhältnissen entspricht, und zweitens alle Biegungen, von welchen letzteren ein Theil das Bedingtsein durch die specifische Function [der Gefässe, das Blut bestimmten Bezirken zuzuführen,] recht deutlich erkennen lässt. Was in diesen Fällen die Gefässwand trotz ihrer sonstigen Bildungsfähigkeit an Widerstand zu leisten vermag, das zeigt am drastischsten der vordere Theil des Arcus aortae, dessen Wand an einer Stelle das ganze Leben hindurch bis zum beginnenden Greisenalter dem Anprall des mächtigsten Stromes des Körpers widersteht, nur in der kleinen Ausbuchtung des Sinus quartus ein Nachgeben bekundend, während sie gleich daneben beim Ursprung der Aeste an die Richtungen der feinsten Strömungen sich angepasst zeigt. [Das Vorhandensein grösserer oder kleinerer Astwinkel, als sie den hämodynamischen Verhältnissen entsprechen, deutet darauf hin, dass das betreffende Gefäss so kurz ist, dass sein vor- oder rückwärts gerichteter Bogen noch gespannt ist, weshalb die Biegung nicht erst nach aussen vom Ursprungskegel beginnt, sondern auch noch den in der Wandung des Stammes liegenden Ursprungskegel des Astes durch diesen abweichend gerichteten Zug mit beeinflusst.]

Diese Momente haben natürlich nicht erst im extrauterinen Leben des Individuums, sondern auch schon in der phylo- und ontogenetischen Vorgeschichte des Organismus und der Organe ihre alterirende Einwirkung geltend gemacht. Aus letzterer Periode liefert eine Anzahl Beispiele derjenige Theil der Leber, in welchem mit dem Aufhören des Foetalkreislaufes eine Umkehr der Stromrichtung des Blutes stattfindet. Die Astursprünge aus dem linken vorderen Hauptast der V. port., welcher ursprünglich die Fortsetzung der V. umbil. war, bilden Ausnahmen, die während des [**265**] ganzen Lebens nicht vollkommen ausgeglichen werden. Der linke Leberlappen zeigt ausserdem mit der Zunahme seiner von Toldt und Zuckerkandl[1]) nachgewiesenen Atrophie im Vorschreiten des Alters immer häufigere Ausnahmen. Die grossen Veränderungen, welche patho-

[1]) Sitzungsber. d. k. Acad. d. Wiss. zu Wien 1875.

Digitized by Google

logische, mit Blutstauung verbundene Processe an der Gestalt der Gefässverzweigungen hervorbringen, können hier natürlich nicht Gegenstand der Erörterung sein.

[Als allgemeines Ergebniss können wir das Gesetz aufstellen:

Die Gestalt und Richtung des Lumens der Astursprünge der Arterien werden durch eine derartige vitale Anpassung der Gefässwandung an die hydraulischen Kräfte des Blutstrahles hervorgebracht, dass der Blutstrahl die Gestalt des „frei" aus hydrodynamisch gestalteter (ovaler) seitlicher Oeffnung des Stammes ausspringenden Strahles erlangt.

Aeussere Einwirkungen auf den Ast können durch Zwang auf die Richtung des Astursprunges auch auf die Gestalt desselben einen von diesem Gesetze Abweichung bedingenden Einfluss ansüben].

5. Nutzen der hydrodynamischen Gestalt der Blutgefässverzweigungen.

§ 84. Wenn zum Schlusse noch die übliche Frage nach dem Nutzen der gefundenen Einrichtungen wenigstens für diejenigen derselben aufgeworfen und beantwortet werden soll, deren Ursache ich erkannt zu haben glaube, und deren Wesen ich als möglichst vollkommene Anpassung an die hydrodynamischen Kräfte, soweit es die specifischen Functionen und die Vorgeschichte der Organe und äussere Einwirkungen irgend gestatten, bezeichnen möchte, so ist zu sagen, dass der Nutzen dieser Einrichtungen in der Vertheilung des Blutes unter dem geringsten Verlust an lebendiger Kraft besteht. Denn es entsteht dabei nur das geringste Mass an Strudel- und Wirbelbildungen im Blute, welche bei der sechsfachen Grösse des Reibungscoefficienten des Blutes von dem des Wassers und bei den Millionen von Verzweigungen einen ungeheuren Verlust an, vom Herzen zu liefernder, lebendiger Kraft unter Umsetzung in Wärme verursachen würden, wenn sie an jeder Verzweigungsstelle vorkämen. Und es wird heut zu Tage wohl Niemand mehr, gleich Descartes l. c., die Wärme-Bildung als eine specifische Function des Herzens bezeichnen wollen, wenngleich alle Herzkraft in Wärme umgesetzt wird.

Digitized by Google

[Die allmählige Biegung eines Flüssigkeitsstromes in einem gebogenen Rohr bringt erfahrungsgemäss viel weniger Reibungswiderstände hervor als eine scharfwinkelige Knickung. Dies ist der Nutzen der allmähligen Biegung der Blutgefässe. Aehnlich wie eine winkelige Knickung eines Rohres wirken aber cylindrische Astursprünge schon an sich und noch mehr, wenn sie nicht in dem hydrodynamisch bedingten Winkel angesetzt sind. Daher ist es sehr nützlich, dass die Gefässe mit hydrodynamisch gestalteten und gerichteten Ursprungskegeln entspringen und danach erst in allmähliger Biegung ihrem Versorgungsbezirk zugebogen werden.]

Die vorliegenden Einrichtungen zeigen also den Charakter, den alle Einrichtungen haben müssen, welche durch die in ihnen fungirenden mechanischen Kräfte selber und aus einem vollkommen bildungsfähigen Material gestaltet werden: den Charakter der höchsten Vollkommenheit oder der „Zweckmässigkeit", wie man heut zu Tage noch sagt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. En face Umriss des Ursprungs eines schwachen, in der Stammaxen-Radialebene entspringenden Astes. S. 10, S. 36.

Fig. 2. Desgl. eines nicht in der Stammaxen-Radialebene entspringenden Astes. S. 37.

Fig. 3. Profil-Umriss des Ursprungs eines 0,68 Mm. starken, rückläufigen Astes der A. brach. des erwachsenen Menschen. S. 39, S. 41.

Fig. 4. Desgl. eines 1,58 Mm. starken Astes der 7,5 Mm. Durchmesser haltenden A. brach. des Erwachsenen. S. 39.

Fig. 5. Desgl. einer vorwärts sich umbiegenden A. intercost. von 0,29 Mm. Durchmesser des Kaninchen, bei einer Stärke der Aorta von 3,5 Mm. Durchmesser. S. 40, S. 41.

Fig. 6. Desgl. einer A. renal. sin. eines einjähr. Kindes von 2,2 Mm. Durchmesser bei 5,6 Mm. Durchmesser der Aorta. S. 40.

Fig. 7. Desgl. der A. meseraic sup. eines einjährigen Kindes von 2,47 Mm. Durchmesser bei 6,3 Mm. Durchmesser der Aorta. S. 41.

Fig. 8. Desgl. eines Astes von 2,94 Mm. Durchmesser der A. brachial. des Erwachsenen von 7,5 Mm. Durchmesser. S. 41, 42 und 70.

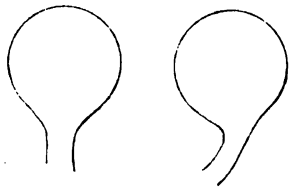
Fig. 9. Desgl. der Verzweigung einer V. port. des Erwachsenen von 1,2 Mm. Durchmesser. S. 42.

Fig. 10. Desgl. einer V. port. des Erwachsenen von 5,6 Mm. Durchmesser. S. 42.

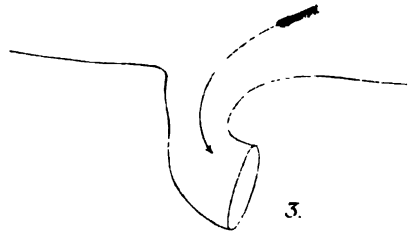
Fig. 11. Profilbild des Ursprungs eines 2,6 Mm. starken Astes der A. brach. von 7,7 Mm. Durchmesser vom Erwachsenen. S. 44.

Digitized by Google

Digitized by Google

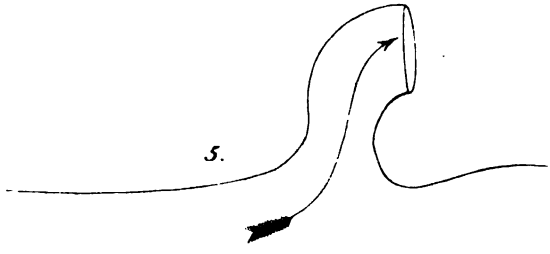


2.

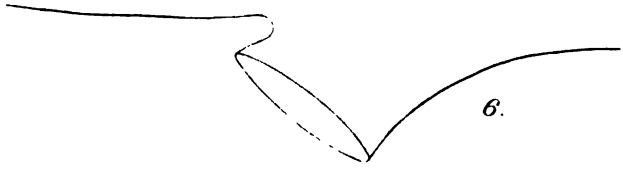


3.

4.



5.

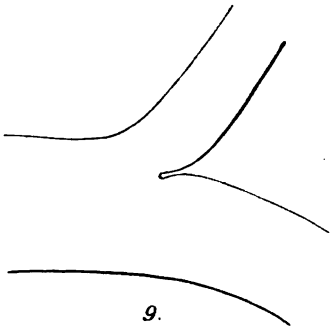


6.

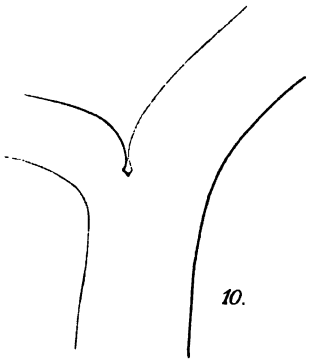
Verlag v. Wilh. E

W. Roux del.

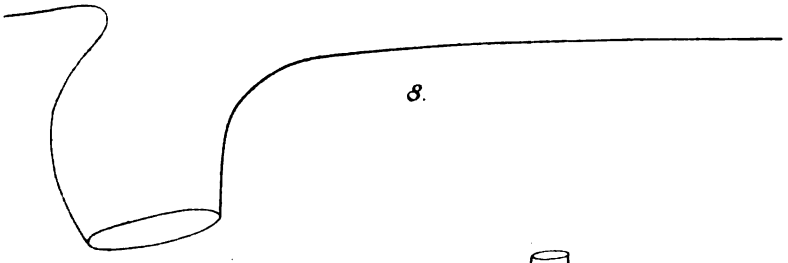
Digitized by Google



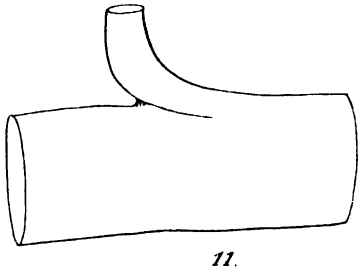
9.



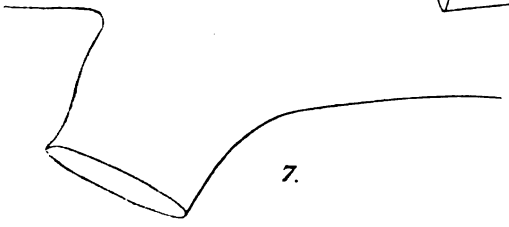
10.



8.



11.



7.

igelmann in Leipzig

Kgl. Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz Würzburg

Digitized by Google

Digitized by Google

Nr. 2.

Ueber die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe.

Mit einer Textfigur.

1879.

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. 13. S. 321—337. April 1879.

Inhalt.

Seite

Einleitung 78

A. Ursachen der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe . . 80

1. Flüssigkeitsstoss 80

Vitale Vermittelung der Druckausgleichung 81

Trennungskeil 85

2. Rückstoss 87

Verhalten künstlichen Gefässes 90

Berichtigung eines Satzes Jacobson's 91

Bedeutung der „Verlaufswinkel" für die Ermittelung der Wachsthumsgesetze 94

B. Ableitung der Anpassungsfähigkeit der Gefässwandung 95

Gesetze der Gestaltung der Blutgefässe 97

Der Kampf der Theile im Organismus 99

Kampf der Zellen 99

Kampf der letzten „lebensthätigen" Zelltheile 100

Trophische Wirkung der Function 100

Ausbildung der functionellen Gestalt 100

Epigenesis 100

Digitized by Google

Einleitung.

Im vorigen Jahrgang dieser Zeitschrift habe ich Beobachtungen mitgetheilt, deren wesentlichster Inhalt sich in folgende 3 Regeln zusammenfassen lässt:

1. Die Axe des Ursprungstheiles jedes Arterienastes liegt in einer Ebene, welche durch die Axe des Stammgefässes und den Mittelpunkt der Ursprungsfläche des Astes bestimmt ist. Diese Verzweigungsebene *κατ' ἐξοχήν* wurde Stammaxen-Radialebene genannt (S. 9).

2. Bei Abgabe eines Astes, dessen Durchmesser mehr als $^2/_3$ des Durchmessers des Stammes beträgt, erfährt der Stamm eine Ablenkung innerhalb der Stammaxen-Radialebene nach der dem Aste entgegengesetzten Seite. Diese Ablenkung wächst mit der relativen Stärke des Astes und mit der Grösse des Astursprungswinkels (S. 11—32).

3. Die Gestalt des Astursprungs zeigt in vielen Fällen und zwar, wie ich hier hinzufügen will, besonders deutlich an den im Verhältniss zum Stamme sehr schwachen Aesten, alle die charakteristischen Merkmale eines frei aus der seitlichen runden Oeffnung eines von Wasser durchflossenen Cylinders ausspringenden Strahles; und diese Gestalt ändert sich mit den gleichen Umständen und in der gleichen Weise wie die Gestalt des frei ausspringenden Strahles (S. 65).

[**322**] Eine analytische Betrachtung der hydraulischen Kräfte in verzweigten Röhren strömender Flüssigkeit liess in denselben eine mechanische Tendenz zur Umgestaltung der Wandung zu bestimmten Formen erkennen (S. 48—64); und ich gelangte zu dem Schlusse, dass die Gestalt der Gefässursprünge noch mehr als mit einem frei aus runder Oeffnung ausspringenden Strahle übereinstimmt mit der Gestalt der Verzweigungen von Röhren, welche aus einem für den Seitendruck vollkommen widerstandsfähigen, aber für den Wasserstoss bildsamen Materiale bestehend, längere Zeit von Flüssigkeit durchströmt worden sind (S. 66).

Digitized by Google

Da diese Uebereinstimmung sich auf sehr eigenthümliche, feine und mit verschiedenen Umständen wechselnde Charaktere bezieht, so stand ich nicht an, sie für nicht zufällig durch andere gänzlich unbekannte Ursachen bedingt, sondern als Anpassungserscheinung der Gefässwandung an die vorhandenen und daher auch wirkenden hydraulischen Kräfte aufzufassen (S. 66), zumal da durch diese Uebereinstimmung der Astursprünge mit den durch hydrodynamische Selbstgestaltung gebildeten Formen der Ast oft eine Richtung erhält, aus welcher er nur durch Vorwärts- oder Rückwärtsumbiegung an den Ort seiner Verbreitung gelangen kann (S. 35 und 69).

Nachdem somit eine hohe Bildsamkeit der Gefässwandung für die hydraulischen Kräfte erwiesen war, wurde auch das in Regel 1 angegebene Verhalten, dass der Ast stets in der Stammaxen-Radialebene entspringt, als eine durch hydraulische Kräfte bewirkte Gestaltung angesehen, da auch hier wieder, wenn auch seltener, durch diese Gestaltung der Ast in seinem Ursprung eine Richtung bekommt, welche ihn nicht an den Ort seiner Verästelung führen würde. Damit waren die in Regel 1 und 3 bezeichneten Vorkommnisse zunächst erklärt.

Dagegen wurde von einer Erklärung der oben in Regel 2 zusammengefassten Erscheinungen Abstand genommen, da die zu diesem Zwecke angestellten Experimente noch zu keinem genügend sicheren Schlusse geführt hatten, und ich die Hoffnung hegte, meine morphologischen Untersuchungen fortsetzen zu können. Nachdem sich aber diese Hoffnung als nicht gerechtfertigt erwiesen hat[1]), theile ich hier nachträglich meine Ansicht über diese Erscheinungen mit, wie sie auf Grund der damals angestellten Experimente sich gebildet hat.

[1]) Verf. war damals Assistent am hygienischen Institut zu Leipzig und erhielt erst infolge der hier gemachten Bemerkung von Herrn Professor C. Hasse in Breslau eine Assistentenstelle am dortigen anatomischen Institut angetragen, deren Uebernahme ihm dann Gelegenheit zu weiterer anatomischer Thätigkeit gab.]

Digitized by Google

A. Ursachen der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe.

Bei der Abgabe relativ starker unter Regel 2 fallender Aeste, [**323**] mit deren Ursprung also eine Ablenkung des Stammes verbunden ist, sind die hydrodynamischen Verhältnisse wesentlich andere, als bei den schwachen Aesten. Es ist bekannt, dass in den absolut schwächeren Arterien ein viel geringerer Druck herrscht als in den stärkeren, und dem entsprechend ist im Allgemeinen auch die Wandung der ersteren schwächer als die der letzteren[1]). [Es ist aber daneben nicht zu übersehen, dass die Wandung der feineren Gefässe auch schon bei ebenso starkem Blutdruck als in den dickeren Gefässen viel dünner sein kann als die der dickeren Gefässe, weil in feineren Gefässen die durch die Blutspannung gedrückte Peripherie des Rohres entsprechend kleiner ist.] Dies bezogen auf Aeste eines Stammes, ergiebt sich aus der geringeren Spannung in den schwachen Aesten ein grösserer hydrodynamisch bedingter Astursprungswinkel (s. S. 33), als für stärkere Aeste, für welche letzteren er mit der Zunahme des Querschnittes immer kleiner wird, bis er schliesslich bei Theilung des Stammes in zwei gleich starke Aeste, falls auch der Druck in ihnen gleich stark ist, geradezu Null wird. Denn der hydrodynamische Ursprungswinkel ist die Resultante aus der Stromgeschwindigkeit in der Richtung des Gefässes und der senkrecht dazu wirkenden Differenz des Seitendruckes der Flüssigkeit im Stamm und der Spannung der Flüssigkeit im Aste (S. 58—62).

Es muss daher beim Abgang relativ starker Aeste ein Anprall des Flüssigkeitsstromes, ein Flüssigkeitsstoss stattfinden, welcher als ein einseitig wirkender Druck die Tendenz einer Locomotion des Hindernisses hat; und zwar erstrebt er hier eine Verkleinerung des Verästelungswinkels (s. S. 15) bis zur Grösse des haemodynamisch bedingten Astursprungswinkels. Liefe nun dabei der Stamm geradeaus fort, so würde dieser Druck blos auf die Wand des Astes und beim Nachgeben derselben auf die ihm anliegende Seite

[1]) Ueber Ausnahmen und ihre Bedeutung s. K. Bardeleben, „Ueber den Bau der Arterienwand“ im Sitzungsber. d. med.-naturw. Ges. zu Jena 1878.

Digitized by Google

des in den Verästelungswinkel eingeschlossenen Parenchyms sich übertragen, also bestrebt sein den ganzen Astkeil so weit herumzudrehen bis auf beiden Seiten der gleiche Anprall stattfindet. Da nun die ganze Blutmasse des Astes und des Stammes, welche in der Zeiteinheit durch beide Gefässe fliesst, mit ihrer lebendigen Kraft den Anprall bedingt, so wird sich einerseits das Verhältniss des Querschnittes des Astes zu dem des Stammes in dem Grade der Drehung aussprechen, während andererseits auch die absolute Grösse des ganzen Verästelungswinkels, unserer Regel gemäss, die Grösse der Ablenkung des Stammes beeinflussen wird.

Es fände somit hier dasselbe statt, wie wenn man einen aus zwei Brettchen gefertigten und in seiner Axe um eine Nadel leicht drehbaren Winkel in einen wagrecht fliessenden Wasserstrahl hält. [**324**] Hierbei dreht sich der Winkel, mag man die Axe desselben mehr dem Rande des Strahles oder mehr der Mitte desselben nähern, somit einen grösseren oder kleineren Theil desselben ablenken, immer so, dass sich die lebendige Kraft beider Theilstrahlen gleich stark auf beide Schenkel des Winkels überträgt.

Die hier angewandte Vorstellung einer wirklichen Drehung der im Verästelungswinkel gelegenen Theile und das entsprechende Beispiel können jedoch blos in Bezug auf die ursächlichen Kräfte und auf ihr schliessliches Resultat mit dem wirklichen Geschehen an den Blutgefässen übereinstimmen. Denn einmal legen auch die feinsten isolirbaren Blutgefäss-Verzweigungen beim Durchfliessen von Flüssigkeit ihre Verzweigungen nicht zusammen, wenn der Strom das Lumen des Rohres vollkommen ausfüllt, weil eine Umbiegung nur unter Verengerung des Querschnittes möglich wäre [und die Blutspannung, die das Rohr offen erhält, viel grösser ist als dieser Flüssigkeitsstoss] und zweitens findet an abweichend von der obigen Regel verzweigten Gefässen [wie Versuche mit ad hoc angefertigten dünnwandigen, entsprechend verzweigten Gummiröhren bestätigt haben] ebenso wenig eine erkennbare Aenderung der Stellung der Fortsetzung des Stammes, also keine Verdrehung des Verzweigungswinkels statt (sofern der Angriffspunkt des Rückstosses am Stamme unterstützt ist), da auch eine solche Verdrehung nur

Digitized by Google

unter Verengerung des Querschnittes, diesmal des Stammes, geschehen könnte, und die betreffende Kraft selber viel zu schwach sowie der Mechanismus ihrer Wirkung viel zu ungünstig ist, um eine erkennbare Verkleinerung der Ausflussmenge veranlassen zu können.

Anders ist dies dagegen mit dem sogenannten Rückstoss, welcher an derjenigen Stelle der Wandung des Stammes angreift, die dem Astursprunge in Richtung des Astes gegenüberliegt. Dieser macht sich bei solchen Experimenten mit freien elastischen Gefässen durch Zurückbiegen des Stammes nach dieser, dem Aste gegenüberliegenden Seite in sehr störender Weise geltend und kann bei geeigneten Umständen geradezu zur Umknickung und so zu vollständiger Occlusion des Stammes führen. Da mit dem Eintreten der Letzteren ihre Ursache wegfällt, löst sie sich sofort wieder, um aber sogleich wieder von Neuem erzeugt zu werden. Ueber die weitere Wirkung des Rückstosses, besonders im Falle der Fixation der Gefässe im Parenchym werde ich weiter unten ausführlicher handeln.

Der wirkliche Vorgang bei der Druckausgleichung auf beiden Seiten des Verästelungswinkels der Blutgefässe ist an die specifischen Eigenschaften der lebenden Substanz gebunden und muss, in einer fortwährenden feinen Regulation bestehend, während der ganzen Entwickelung des Organes fortdauern[1]).

Dabei könnten die Verhältnisse entweder derartige sein, dass der Verästelungswinkel durch das Wachsthum des specifischen Parenchyms [**325**] gegeben würde, wobei dann wohl dieses auch zunächst den Druck des Wasserstosses auszuhalten hätte und durch seine Widerstandsfähigkeit die Regulation des Druckes auf beiden Seiten des Astwinkels besorgte, oder dass von vorn

[1]) Diese und die vorherige, durch gesperrten Druck hervorgehobene Aeusserung sowie ein Passus auf S. 67 bekunden wohl deutlich, dass mir nur irrthümlicher Weise die Ansicht unterstellt werden kann, die Anpassung in der Stellung dieser Winkel geschähe einfach mechanisch durch Drehung der Gefässe, und die hämodynamische Gestalt der Ursprungskegel entstünde unter passiver Umformung der Intima durch die stossenden Flüssigkeitsstrahlen, etwa so, wie es an den Fettintimae in den mitgetheilten Versuchen der Fall war. Dazu ist die Intima der Gefässe an sich schon zu fest und zudem noch durch die Blutspannung zu gespannt. Es muss sich vielmehr in beiden Fällen um vitale Leistungen handeln, die durch Wachsthumsvorgänge (auch durch Schwund) vermittelt werden (s. S. 95 u. f.)]

Digitized by Google

herein die Gefässe nach selbstständigen Gesetzen die Verzweigungswinkel anlegten und daher auch, wie in späterer Zeit sicher, die Regulation des Druckes auf beiden Seiten des Astwinkels sich blos innerhalb der Gefässwand vollzöge, während das specifische Parenchym als wirkliches *παρέγχυμα* sich blos in das so gegebene Gerüst einfügte. Es scheint richtiger, so lange nicht bestimmte Erfahrungen dagegen sprechen, anzunehmen, dass die specifisch fungirenden Theile auch die zur specifischen Funktion nöthige Gestaltung hervorbringen. [Die specifische Function der typischen Gefässe besteht darin, das Blut von bestimmter Stelle aus bestimmten Bezirken zuzuleiten. Eine zweite Function, die wir erst erkannt haben, besteht darin, diese Blutvertheilung unter dem Minimum von Kraftaufwand zu ermöglichen. Beide Momente bestimmen gemeinsam die Gestaltung der Blutgefässe.] Uebrigens liegen hier gewiss, wie so häufig im Organischen, primäres und secundäres Geschehen, Ursache und Folge blos um Zeitdifferentiale auseinander, so dass sich die Frage nicht entscheiden lässt, zumal man nach der Phylogenese annehmen muss, dass sich beide Processe gegenseitig bedingen: dass [auf die Dauer] die Blutgefässe nicht ohne das Parenchym[1]) und letzteres erst recht nicht ohne die Blutgefässe sich zu entwickeln vermag.

[1]) Diese Annahme bestätigt sich ontogenetisch nicht ganz; denn es zeigt sich, dass die Gefässe auch unabhängig von der Function angelegt und eine gewisse Strecke weit ausgebildet werden können, und auch mehr zu wachsen vermögen, als zur Ernährung des von ihnen eingeschlossenen Parenchyms nöthig ist. Letzteres erweisen das Capillarnetz der Lungen, die Teleangiome und die sehr grosse Weite der Aa. pulmonal im Embryo; ersteres geht noch mehr als aus der Anlage der Capillaren im Gefässhof des Hühnchens bereits vor der Anlage des Herzens hervor, aus der reichen Ausbildung dieses Capillarnetzes auch bei ausgebliebener Anlage des Embryo und seines Herzens (siehe Cam. Dareste: Recherches sur la production artificielle des monstrosités Paris 1877, Planche VII, Fig. 6). Nach dieser Abbildung Dareste's und einigen von mir zufällig aufgefundenen, weit ausgebildeten Fällen treten in diesem Capillarnetz schon einige den normalen grösseren Gefässen entsprechende Richtungen deutlich hervor, wenn auch, wie ich sehe, die entsprechende Erweiterung derselben und die Verdickung ihrer Wandung fehlt; der Sinus terminalis ist jedoch ausgebildet und beweist so allein schon die vererbte localisirte „Anlage" eines typischen Gefässes (s. S. 68). Es ist darauf zu achten, ob nicht Fälle vorkommen, in denen auch einige andere Hauptbahnen wirklich ausgebildet sind.

Diese Thatsache spricht zugleich gegen die specielle Auffassung Thoma's (Histo-

Digitized by Google

Wenn man bedenkt, dass die betreffenden hydrodynamischen Kräfte von der ersten Herzcontraction an zu wirken begonnen und somit den ganzen Verlauf der Entwickelung aller höheren Organe stetig beeinflusst haben, so wird eine sehr vollkommene Anpassung an dieselben natürlich scheinen; und man wird sich sogar nicht wundern, dass an manchen Stellen die Gefässe nach den hydrodynamischen Regeln nicht blos entspringen, sondern auch nach den so gewonnenen Richtungen verlaufen; diess bezieht sich ausser auf Verzweigungen nach Regel 2, wie ich an Herz und Leber öfter beobachtet habe, auch, und zwar für die grössern Drüsen als fast ausnahmsloses Gesetz, auf den Verlauf in der nach Regel 1 den Ursprung bestimmenden Stammaxen-Radialebene.

Die „abweichenden" Verzweigungswinkel selbst aber müssen durch specifische Kräfte bestimmt und gegen den Wasserstoss erhalten werden, da ohne diese Kräfte Aeste blos unter hydrodynamischem Winkel sich abzweigen könnten. Indessen ist die so bekundete Widerstandskraft der Gefässwand gegen den Wasserstoss auch keine vollkommene, denn die grösseren Gefässe zeigen in Stamm und Ast an den entsprechenden Stellen mehr oder weniger tiefe Ausbuchtungen, sodass der hintere Profilcontour erst viel weiter peripher von der Verzweigung die definitive Astrichtung erlangt als [**326**] der ihm gegenüber liegende vordere, welcher sie

genese und Histomechanik des Gefässsystems 1893, S. 26), dass diese Richtungen bei gegebener Zu- und Abfuhrstelle blos hämodynamisch bedingt seien; weiter spricht dagegen auch schon der Verlauf mancher dieser Gefässe, wie er aus den photographischen Abbildungen der gut gelungenen Injectionen Popoff's (Die Dottergefässe des Huhnes) deutlich hervorgeht (s. oben S. 19).

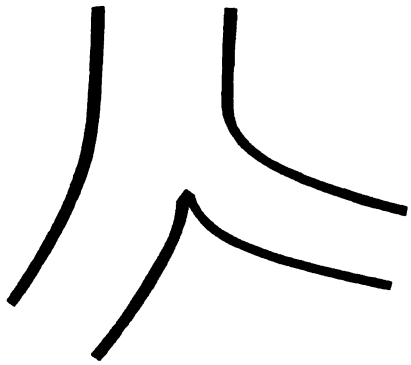
Ferner sind beweisend die neuen interessanten Versuche von Jacques Loeb (Ueber die Entwickelung der Fischembryonen ohne Kreislauf, vorläufige Mittheilung, Pflügers Arch. f. Physiologie Bd. 54, 1893, S. 525—531). Er setzte dem Seewasser ein Herzgift (Chlorkalium) zu; danach entwickelten sich die Eier des Fisches Fundulus, obgleich das Herz stillstand und kein Kreislauf stattfand, mehrere Tage in allen Organen normal und selbst die Gefässe wurden im Embryo und Dottersack anscheinend normal gebildet (weiteres s. Nr. 4 S. 159).

Durch diese Beispiele von der Functionirung unabhängiger Differenzirung der Gefässe soll indess nicht die Ansicht vertreten werden, dass die Anpassung der Gefässe an den Bedarf des von ihnen versorgten Parenchyms nicht das Gewöhnliche wäre (s. Nr. 4, S. 138 u. f.)].

Digitized by Google

sofort nach seiner starken Umbiegung am Ursprung des Astes einschlägt.

Bei diesem Verhältniss ist noch eine Besonderheit zu erwähnen, darin bestehend, dass der keilförmige Vorsprung, welcher die eigentliche Stromtheilung ausführt und welchen ich daher mti dem Namen Trennungskeil[1]) bezeichnen will, in seinen beiden vorderen, dem Wasserstoss am directesten ausgesetzten Flächen, dem Drucke nicht mit nachgegeben hat, sondern fast die definitive Richtung des Gefässverlaufs zu haben pflegt, wie nebenstehende Figur zeigt.



Ich glaube dies auffällige Verhalten damit erklären zu können, dass dieser Trennungskeil viel widerstandsfähiger ist, als die Wandung von Stamm und Ast neben ihm, da einmal die Wandung des Stammes für ihn als Stütze gegen den Flüssigkeitsstoss dient und er selbst ausserdem noch dadurch fester ist, dass er aus einer durch straffes Bindegewebe hergestellten Vereinigung der Wandung von Ast und Stamm besteht. So mag er befähigt sein, den aus einem früheren Entwickelungsstadium überkommenen Winkel beizubehalten [?], während an seinen Seiten die einfache Gefässwand von Stamm und Ast trotz ihres Mitwachsens dem wachsenden Flüssigkeitsstoss nicht ohne Nachgeben zu widerstehen vermag. Uebrigens ist noch zu erwähnen, dass der Trennungskeil während des Lebens absolut etwas weniger weit gegen das Lumen vorspringen muss, als in dem in der Ruhe gefüllten Zustand, wie ihn das Corrosionspräparat zeigt, da hier der Flüssigkeitsstoss fehlt. Aus [**327**] demselben Grunde müssen dagegen die Ausbuchtungen neben ihm im Leben ein wenig beträchtlicher sein.

[1]) Der Abdruck der vordersten scharfen Kante desselben am Corrosionspräparate bildet die S. 44 als „Basallinie" benannte Furche an der Basis des Ursprungskegels des Astes.

Digitized by Google

Was nun das Verhalten betrifft, dass bei der besprochenen Ablenkung des Stammes seine Axe nur innerhalb der Stammaxen-Radialebene verschoben wird, so erklärt sich dasselbe auf dieselbe Weise wie der Ursprung des Astes innerhalb dieser Ebene, dadurch, dass bei derartiger Gestaltung allein Gleichgewicht besteht, indem zur Stammaxen-Radialebene alle Kräfte symmetrisch liegen. Aber auch zu diesem Geschehen muss wieder die erwähnte Anpassungsfähigkeit vorausgesetzt werden.

Es wurde bisher die Ansicht, dass die gegebenen Regeln in den hydraulischen Kräften ihre Ursache hätten, auf den Nachweis gestützt, dass unter gewissen Voraussetzungen diese Kräfte genau die entsprechenden besonderen Gestaltungen hervorbringen würden, und dabei also ein Schluss von der Gleichheit der Folgen auf die der Ursachen gemacht in der Weise, wie der Physiker z. B. aus der Identität des Spectrum von kosmischen Nebelflecken mit dem des Wasserstoffs auf die Zusammensetzung derselben aus letzterem schliesst, ohne diese Behauptung indessen weiter beweisen zu können. Es giebt aber im hier vorliegenden Falle noch einige Vorkommnisse, welche indirect für die aufgestellte Ansicht sprechen, indem sie die andere Möglichkeit, die einer rein morphologischen Gestaltungsursache, für bestimmte Fälle als sehr unwahrscheinlich hinstellen.

Die Fälle sind die folgenden: Es ist zunächst das S. 35 erwähnte Vorkommniss, dass Ast und Stamm sich nach der Verzweigung noch weiter auswärts biegen und dadurch erst ihre definitive Verlaufsrichtung erlangen. Für schwache, in Bezug auf den Stamm nicht ablenkungsfähige Aeste hat Schwalbe[1]) schon nach meiner ersten Untersuchung ein secundäres Entstehen im Laufe der Entwickelung durch „Wachsthumsverschiebung" nachgewiesen. Ist letzteres aber nicht nachweisbar, ist vielmehr, wie häufig in den grossen Drüsen, dieser Verlaufswinkel von vorn herein gegeben und gar noch, wie es in der Leber vorkommt, das Verhältniss ein derartiges, dass Fortsetzung des Stammes und Ast schliesslich in demselben Winkel zur Richtung des Stammes

[1]) Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. 1878. p. 267 u. ff.

Digitized by Google

vor seiner Theilung stehen, so ist der kleinere Anfangswinkel, der Verästelungswinkel, an welchem dann die Betheiligung beider Gefässe in obigen Regeln entsprechender Weise zu erfolgen pflegt, wohl sicher als hydrodynamisch bedingt aufzufassen.

[**328**] Der zweite Fall ist der an Kleinhirn, Herz und Gedärmen häufige (s. S. 25), dass der Stamm nach der Ablenkung bei der Astabgabe sich gleich wieder im Bogen zu seiner ursprünglichen Richtung zurückbiegt und so entweder die Möglichkeit erlangt, in derselben Furche der Oberfläche des Organes wie vor der Theilung weiter zu verlaufen oder, wie ich hier zufüge, der Kreuzung mit einer in seiner Nachbarschaft in gleicher Hauptrichtung verlaufenden und sich natürlich hauptsächlich nach der entgegengesetzten Seite verzweigenden Arterie zu entgehen. Letzteres ist nicht selten in sich mehrmals nacheinander wiederholender Weise an einer Hauptgabelung der A. mening. med. und auch schon an den Gefässfurchen derselben in der Glastafel zu sehen; ausserdem auch auf der Vorderfläche des linken Ventrikels. Dies Verhalten scheint mir noch mehr als das erstere, sowohl ein primäres morphologisches Bedingtsein der Ablenkung des Stammes, wie ein secundäres Entstehen durch spätere Wachsthums-Einflüsse auszuschliessen.

Im Vorstehenden habe ich meine Auffassung der Bedeutung und Entstehung der Regeln, nach welchen die Arterienverzweigung an den im Leben nur geringen Gestaltänderungen ausgesetzten Stellen des Körpers erfolgt, in den Hauptzügen und so weit sie mir am sichersten schien, dargelegt.

Aber wenn auch als hauptsächlichstes Moment der Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe die Druckausgleichung des „Flüssigkeitsstosses" auf den beiden Schenkeln des Astwinkels angesehen werden muss, so dürfte doch noch ein zweites, in gleichem Sinne wirkendes Moment für die Vertheilung des ganzen Verästelungswinkels auf den Astwinkel und die Ablenkung des Stammes von Einfluss sein: der „Rückstoss".

Die Erkenntniss desselben gründet sich auf ein Experiment, welches wohl den Meisten noch aus der Kindheit her in Erinnerung sein wird. Hält man nämlich eine scharfe Messerklinge in einen

Digitized by Google

frei herabfallenden runden Wasserstrahl und lenkt damit einen Theil desselben seitlich ab, so geht der übrige unberührte Theil des Strahles nicht in seiner bisherigen Richtung fort, sondern erfährt gleichfalls eine Ablenkung, und zwar nach der entgegengesetzten Seite. Diese Ablenkung wächst, wie die durch Regel 2 charakterisirte, mit der Stärke des durch die Klinge abgelenkten Theiles und mit dem Winkel desselben, erreicht jedoch bald ein mit der Stromstärke wechselndes Maximum. Die Erscheinung kann als eine Wirkung des Rückstosses des durch die Klinge seitlich abgelenkten Theiles oder als Zerlegung des Wasserstrahles [**329**] im Componenten angesehen werden. Dass letztere überhaupt möglich ist, kann man aus der bekannten Fähigkeit zweier oder mehrerer sich treffender Wasserstrahlen, sich zu einer Resultante zu vereinigen, rückwärts erschliessen. Es ist noch zu erwähnen, dass bei der Theilung eines Strahles durch eine Klinge eine Verbreiterung beider Theilstrahlen in senkrecht zur Theilungsebene stehender Richtung stattfindet, welche gleichfalls mit dem Ablenkungswinkel wächst.

Man wird nun geneigt sein, anzunehmen, dass, wenn schon der freie Strahl, welcher blos durch die Cohäsion zu einer dynamischen Einheit verbunden ist, sich in Componenten zerlegen lässt, der in einem Rohre fliessende gepresste Strahl, welcher wohl in Folge der Pressung eine noch vollkommenere dynamische Einheit darstellt, auch um so vollkommener in Kraftcomponenten zerlegt werden könnte, zumal bei ihm ein Ausweichen aus der Theilungsebene unter Verbreiterung nicht möglich ist, so dass also die Mittelpartie des Strahles in der Verzweigungsebene zu bleiben gezwungen ist und durch ihre eigene Ablenkung die der seitlichen Theile unterstützt.

Ein Experiment mit winkelig geknickten Röhren, welche an der Convexität der Knickung, sowie oberhalb und unterhalb derselben kleine Löcher zum Ausspringen von Strahlen hatten, ergab jedoch nicht das erwartete Resultat, indem der an der Knickungsstelle hervortretende Strahl unter keinem grösseren Winkel zum Stamme stand als der nächst oberhalb hervorspringende Strahl. Ueber die Ursache dieser Erscheinung habe ich keine Aufklärung erlangen können.

Digitized by Google

Ein gleich negatives Resultat ergaben Versuche mit rechtwinkeligen Verzweigungen in zwei gleich starke Aeste, von welchen der eine die Richtung des Stammes fortsetzte. Es wurden an diesen Rohren 13 Manometer an der Verästelungsstelle angebracht, um die Druckverhältnisse kennen zu lernen. Der Druck zeigte sich in ganz unerwarteter Weise vertheilt, und ich würde darüber ausführlicher berichten, wenn diese Beobachtungen nicht blos an zwei vom Klempner ziemlich roh gearbeiteten Rohren gemacht worden wären, sodass ich nicht sicher bin, ob die betreffenden Erscheinungen nicht blos durch zufällige Nebenumstände hervorgerufen worden sind. An der Stelle des Angriffspunktes des Rückstosses zeigte sich keine Erhöhung des Druckes über den der nächsten Umgebung.

[330] Der Rückstoss ist gleich der Bewegungsgrösse der seitlich ausfliessenden Wassermenge. Sind die Verhältnisse wie bei den Blutgefässen der Art, dass die elastischen Röhren in ihrer Continuität befestigt sind, so kann in Folge der Unbeweglichkeit des Astes auch der Stamm nicht durch den Rückstoss rückwärts umgebogen werden, wie es oben (S. 82), als an freien elastischen Röhren geschehend, beschrieben worden ist: sondern die rückwärtsgehende Wirkung in der Flüssigkeit kann sich blos als eine Ablenkung des Flüssigkeitsstromes der Fortsetzung des Stammes nach der dem Aste gegenüberliegenden Seite geltend machen, bis das Product aus der Bewegungsgrösse der Flüssigkeit innerhalb der Fortsetzung des Stammes und dem Sinus seines Ablenkungswinkels gleich ist dem Producte der Bewegungsgrösse der Flüssigkeit des Astes und dem Sinus des Astwinkels, wonach keine Veranlassung mehr zu weiterer Ablenkung vorhanden ist, indem jetzt der Rückstoss aus dem Aste gleich dem aus dem Stamme ist, und, da sie beide entgegengesetzte Richtung haben, sich einander aufheben. Der Eintritt dieses Gleichgewichtes beider Rückstösse lässt sich auch an freien elastischen Röhren sehr gut zeigen. Der Rückstoss würde somit ganz dieselben Relationen für die Betheiligung von Ast und Stamm am morphologisch gegebenen Astwinkel zur Folge haben, als der Wasserstoss, wenn letzterer nicht erst vom Ueberschreiten des freiwilligen Astwinkels an begönne.

Digitized by Google

[Bei dem bereits Seite 61 mitgetheilten, nachträglich angestellten Versuche mit einem geraden, einen seitlichen Ast abgebenden Kanale aus doppeltem, äusserem festen und innerem weichen Wandungsmaterial wurde zunächst das weiche Material auf der Astfläche, dann auf der Stammfläche des Trennungskeiles weggespült; später aber und bei Verstärkung des Stromes wurde auch das Fett auf der dem Astabgange gegenüber liegenden Seite des Stromes und zwar auch schon etwas oberhalb der Verzweigungsstelle weggespült, während es auf der gegenüberliegenden Seite des noch ungetheilten Stammes und am vorderen Profilcontour des Astes, von der loco cit. erwähnten Modellirung abgesehen, erhalten blieb. Dieser Befund kann bei Bestätigung durch genügend zahlreiche Wiederholungen, um Zufälligkeiten (ungleicher Adhäsion) auszuschliessen, die Ablenkung der Flüssigkeit des Stammes durch die Astabgabe, speciell durch den Rückstoss der Flüssigkeit des Astes beweisen.

Man muss daher den Rückstoss als eine Ursache, welche das Verhältniss des Winkels von Stamm und Ast beeinflusst, im Auge behalten. Neue Messungen der Gefäss-Verzweigungen, welche speciell auf die hydrodynamische Ursache Rücksicht nehmen, statt, wie ich gethan, um vorurtheilslos zu verfahren, blos die geometrische Mittellinie zu berücksichtigen, werden vielleicht den Antheil jeder der beiden Ursachen erkennen lassen, da sich die Winkelverhältnisse, welche aus der Wirkung des Wasserstosses sich ergeben, berechnen lassen, sobald nur die Reibungscoefficienten für die Ablenkung des Strahles für Blutplasma in gleicher Weise bestimmt sein werden, wie es Jacobson[1]) für Wasser gethan hat. Wenn der Wasserstoss auf beiden Schenkeln des Verästelungswinkels der gleiche ist, dann ist

$$\frac{m v^2}{2} \sin \alpha = \frac{M v^2}{2} \sin \beta$$

wenn v die Stromgeschwindigkeit im noch ungetheilten Stamm [**331**], m die Blutmenge, welche in den Ast, M diejenige, welche in die Fortsetzung des Stammes eintritt und α den Abgangswinkel des Astes, β den der Fortsetzung des Stammes bezeichnet.

[1]) Müller's Archiv, 1860.

Digitized by Google

Da die Massen m und M sich einmal verhalten wie die Querschnitte des Astes und der Fortsetzung des Stammes, deren Durchmesser mit a und b bezeichnet seien; da die Massen aber noch von dem für die verschiedenen Ablenkungswinkel verschiedenen Reibungscoefficienten γ abhängen, so ändert sich die Formel um in:

$$\frac{a^2 v^2}{2} \gamma_\alpha \sin \alpha = \frac{b^2 v^2}{2} \gamma'_\beta \sin \beta$$

Um eine Vorstellung der grossen Bedeutung dieser Coefficienten zu geben, führe ich hier die von Jacobson für Wasser bestimmten Zahlen an:

$\alpha =$	30^0	45^0	90^0	135^0	150^0
$\gamma =$	0,782	0,719	0,625	0,573	0,564

Dieselben wurden in der Weise gewonnen, dass er ein gerades Rohr in zwei einander gleich weite Aeste sich theilen liess, von welchen immer der eine Ast die Richtung des Stammes fortsetzte, während der andere in dem mit α bezeichneten Winkel zu ihm stand. Die Verzweigungsebene wurde während des Versuches vollkommen horizontal gestellt und die Ausflussmenge aus jedem Ast getrennt aufgefangen. Die Zahlen geben nun das Verhältniss an, in welchem die Ausflussmenge aus dem abgelenkten Rohr zu der aus dem in der Richtung des Stammes fortlaufenden steht, letztere als 1 angenommen, und man sieht daraus, wie erheblich der Einfluss des Winkels ist, indem bei 30^0 Ablenkung schon fast nur $^3/_4$ soviel ausgeflossen ist als ohne Ablenkung. Beim Blut wird dieser Einfluss ein noch viel grösserer sein, weil es, nach Graham, einen 6 mal so grossen Reibungscoefficienten hat als Wasser[1]).

[1]) Ich will hier Veranlassung nehmen, auf einen, wie ich glaube, unberechtigten Schluss Jacobson's aufmerksam zu machen, welcher durch die Lehrbücher weitere Verbreitung gefunden hat; letzteres wohl in Folge des Umstandes, dass J. seinen Apparat in einer fast unverständlichen Weise beschrieben und so den Einblick sehr erschwert hat, die Arbeit selber aber durch grosse Exactheit das Vertrauen des Lesers gewinnt. Da er nämlich in seinen erwähnten Versuchen die Summe der aus beiden Rohren ausgeflossenen Flüssigkeit trotz der Variation der Verzweigungswinkel constant fand, so sprach er das allgemeine Gesetz aus: „Die Summe der mittleren Ausfluss-Geschwindigkeit der beiden Partialströme ist unabhängig von dem Theilungswinkel."

Er hat dieses höchst auffällige Verhalten aber blos für den einen Fall experimentell festgestellt, dass das Hauptrohr, welches sich verzweigt,

Digitized by Google

[332] Wenn man mit obiger Formel, nach Bestimmung der Coefficienten, die durch den Wasserstoss bedingten Winkelverhältnisse berechnet hat, kann man sie mit den durch Messung der Verzweigungen gefundenen am besten in die Reihen passenden Zahlen vergleichen und so den Grad der Uebereinstimmung constatiren. Für die Abweichungen ist zu berücksichtigen, dass der Rückstoss vielleicht die Winkel etwas alteriren kann und, dass dasselbe durch die ungleiche Blutspannung im Ast und in der Fortsetzung des Stammes bewirkt wird. Der letztere Umstand wird vielleicht die Einführung eines zweiten, mit der relativen Stärke des Astes wechselnden Coefficienten nöthig machen, dessen Grösse dann durch Parallelreihen gefunden werden kann.

Es würde ferner nützlich sein, von den Corrosionspräparaten gut in die Reihen passender Verzweigungen grösserer Gefässe Abgüsse zu nehmen und an eingefügten Manometern beim Durchfliessen die Druckverhältnisse zu beiden Seiten des Trennungskeiles direct zu beobachten; um zu erkennen, ob der Druck in der That auf beiden Seiten der gleiche ist.

Ausserdem empfiehlt es sich, zwischen zwei Glasplatten verzweigte Kanäle theils in obigen Regeln entsprechender, theils widersprechender Weise zu modelliren und beim Durchfliessen einer groben Suspension den Verlauf der Strömung an der Verzweigungsstelle zu beobachten, um zu sehen, wie der Wasserstoss erfolgt, und ob bei den Regeln entsprechender Verästelung weniger Strudelbildung stattfindet, als bei widersprechendem Verhalten.

Auch kann ein Versuch mit den Regeln widersprechend verzweigten Gummirohren fruchtbar werden, wenn er Monate lang fortgesetzt wird, da die Elasticität des Gummi keine vollkommene ist,

---

nicht stärker ist als jedes der beiden Zweigrohre und dass ausserdem noch eines der Zweigrohre in der Richtung des Stammes weiter lief. Vielleicht wäre schon bei Variation nur des letzteren Umstandes die Abweichung durch Vergrösserung der Reibung in das Bereich des Bestimmbaren gefallen, sicher aber, wenn sein Hauptrohr stärker gewesen wäre als jeder der Zweige. Da in seinem Falle aber die beiden sehr kurzen Abfuhrwege zusammen noch einmal so weit waren als die der Zufuhr, so wurde die Ausflussmenge fast allein durch die Weite des Zuflussrohres bestimmt, wie ihm eine Bestimmung der Ausflussmenge aus dem Stammrohr allein jeden Falls gezeigt haben würde.

Digitized by Google

dasselbe somit durch anhaltende Einwirkung eine dauernde Umgestaltung erfahren kann, welche sich äussern könnte durch eine leichte Drehung des Trennungskeiles, durch Ausbuchtungen an [**333**] den Stellen des Wasserstosses und durch Anfänge zur Ausbildung von Ursprungskegeln. Natürlich wird aber diese Reaction immer sehr weit hinter der vollkommenen Anpassung der Blutgefässe zurückbleiben, da hier fertige von vorn herein anders construirte Gefässe umzugestalten sind; während bei den Blutgefässen diese gestaltenden Kräfte von deren Entstehung an mitgewirkt haben. Es scheint nun aus der Anpassungsfähigkeit des Gummi hervorzugehen, dass der Unterschied von der Anpassung der Blutgefässwandung blos ein gradueller und nicht ein qualitativer sei, wie ich vorstehend behauptet habe; ich werde indess am Schlusse meine Behauptung noch näher begründen.

Experimente durch Unterbindung von Arterien-Aesten an wachsenden sowie an ausgewachsenen Thieren versprechen auch Aufklärung zu gewähren, wenn vorher das normale Verhalten der Gefässe an der betreffenden Stelle durch Injectionspräparate von anderen Thierindividuen gleicher Species festgestellt und bei der Präparation des Versuchsthieres das Verhalten der Gefässe bei äusserlicher Betrachtung als mit jenem identisch gefunden worden ist.

Ich will noch erwähnen, dass vielleicht der Umstand, dass das Blut eine Suspension ist, nicht ohne Bedeutung für die hydrodynamische Ausgestaltung der Gefässe ist, indem die Blutkörperchen durch ihren Anprall an den von der hydrodynamischen Gestaltung abweichenden Stellen noch eher durch ihre grössere Consistenz ein Nachgeben der lebenden Zellen bewirken als der weiche Wasserstoss. Dabei drängt sich freilich wie eine Contractio in adjecto gleich der Gedanke auf, warum die rothen Blutkörperchen nicht selber die den mechanischen Verhältnissen entsprechende Gestalt erlangen, das heisst kugelrund werden, da doch die letzteren dies sehr energisch zu bewirken streben[1]).

[1]) Die directe Beobachtung am fliessenden Blute im Schwanze von Froschlarven zeigte jedoch entgegen dieser Auffassung, dass auch an den daselbst vorhandenen wenigen nicht hydrodynamisch gestalteten Verästelungsstellen die rothen Blutkörperchen nicht anprallen, da sie von dem raschen Axenstrom gefasst und

Digitized by Google

Sofern es im Vorstehenden gelungen ist, die Regel über die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe auf hydrodynamische Ursachen zurückzuführen, so haben damit die Verästelungswinkel an sich in den einzelnen Organen sehr an morphologischem Interesse verloren.

Dagegen ist zugleich eine neue Aufgabe für die Corrosionsanatomie entstanden, welche darin besteht, für jedes Organ die „definitiven Verzweigungswinkel", welche durch die Richtungen der Gefässe im Verlaufe gebildet werden, die „Verlaufswinkel" (s. S. 15), festzustellen. Es ist dadurch aber nicht, wie es scheinen möchte, eine unendliche Complication der Aufgaben, sondern im Gegentheil eine grosse Vereinfachung derselben entstanden, wenn man hinzunimmt, dass diese Winkel, wie ich zunächst allerdings blos an [**334**] Leber und Herz beobachtet habe, an ganzen Regionen eines Organes für ungleich starke und unter ungleichen „Ursprungswinkeln" abgehende Gefässe dieselben sind, indem die letzteren an solchen Stellen alle blos nach zwei oder drei bestimmten Richtungen verlaufen. Diese Richtungen scheinen, so viel ich mich erinnere, manchmal durch die Verlaufsrichtungen eines Hauptastes und des bei Abgabe desselben abgelenkten Stammes gegeben zu sein. Wer sich herbeilassen wollte, das Wachsthum der Organe von den frühesten Stadien an, welche sich schon mit der Hoyer'schen Schellakauflösung in Alkohol behandeln lassen, an den Ausgüssen der Blutgefässe, als einem innern Gerüste zu

in ihm geführt werden. Auch die mehr seitlich laufenden weissen Blutkörperchen sieht man nicht anprallen oder in Wirbeln geführt werden. Soweit bei den stets nur geringen Abweichungen von hydrodynamischen Gestaltungen dieser Blutgefässverzweigungen und bei der Pressung der Strahlen Strudel und Anprall überhaupt vorkommt, sind die Bezirke dieser Vorkommnisse jedenfalls so klein im Verhältniss zur Grösse der Blutkörperchen, dass diese stets noch in die nicht dabei betheiligten, in der Nähe der Mitte verlaufenden rascheren Strömungen hineinragen und daher von diesen geführt werden. Wenn somit an dem im Organismus fliessenden Blute der durchsichtigen Gefässe Anprall von Flüssigkeitsstrahlen nicht zu sehen ist, und wenn solcher Anprall überhaupt an Flüssigkeiten, welche in rings geschlossenen prall gefüllten Röhren fliessen, vielleicht erheblich geringer ist, als in offenen Kanälen oder nicht im ganzen Querschnitt gefüllten Röhren, so muss solcher Anprall, obschon in geringem Grade an nicht hämodynamisch gestalteten Stellen doch stattfinden.]

Digitized by Google

studiren und bei der Betrachtung der Präparate statt der Principien der einfachen Formbeschreibung die der analytischen Mechanik zu Grunde zu legen, der würde die überraschendsten Gesetze auffinden und es würde ihm gelingen, das Wachsthum, wenigstens zunächst der grösseren Drüsen durch unerwartet einfache Formeln auszudrücken.

B. Ableitung der Anpassungsfähigkeit der Gefässwandung an den Blutstrahl.

Nachdem im Vorstehenden der Versuch gemacht ist, die durch drei Regeln bestimmten Gestaltungen der Blutgefässverzweigungen als Anpassungserscheinungen der Gefässwandung an die Kräfte des Blutstromes nachzuweisen, erübrigt noch, die hypothetische Anpassungsfähigkeit selber einer Untersuchung zu unterziehen, um sie entweder wirklich physikalisch-chemisch zu begründen oder, wenn dies nicht möglich ist, wenigstens in ihrem Wesen etwas näher zu bezeichnen und als im Einklang stehend mit anderen Principien des organischen Geschehens aufzuweisen.

Die supponirte Anpassungsfähigkeit der Gefässwandung würde zunächst zu ihrer Erklärung eine Erkenntniss der Ursachen der Gefässbildung überhaupt voraussetzen, also der Gründe, aus welchen die Gewebe beim phylo- und ontogenetischen Beginn der Blutcirculation mit einer qualitativen Veränderung, mit Bildung einer festen Wandung, welche die Flüssigkeit zusammen zu halten vermag, reagirt haben und dann, warum mit dem Stärkerwerden des Flüssigkeitsdruckes die entsprechende quantitative Aenderung nachgefolgt ist. Während nun das letztere Verhalten bei Voraussetzung des ersteren einfach als eine Folge der Zunahme der Ursache sich ergiebt, denn eine stärkere Action muss auch eine entsprechend stärkere Reaction verursachen, so muss die qualitative Gefässbildung selber als gegebene Thatsache, in ihrem Wesen aber als zur Zeit gerade so unverständliche An- [335] passung oder besser **„specifische Reaction“** hinge-

Digitized by Google

nommen werden, wie alle anderen specifischen Reactionen der lebenden Substanz, wie die vorübergehende Zunahme der Cohäsion des Protoplasma, welche bei mechanischer, chemischer, thermischer oder electrischer Einwirkung die Contraction veranlasst, wie die Fortpflanzung der Erregung im Nerven oder die Empfindung der sensiblen Ganglienzelle, oder die Reaction auf wechselnden Druck und Zug mit Knorpel- oder Knochenbildung oder mit Bildung von Binde- oder elastischem Gewebe etc. (s. No. 4 und 18).

Aus der Annahme einer derartigen **specifischen gestaltenden Reaction** des betreffenden Gewebes, dass im Allgemeinen **„blos der Blutspannung"** Widerstand geleistet wird, folgt aber ohne Weiteres die hydrodynamische Gestaltung der Gefässe, da allein bei dieser der Druck an allen Stellen desselben Querschnittes der gleiche ist und die Theile blos die Spannung der Flüssigkeit auszuhalten haben; es ergiebt sich daraus, dass der Querschnitt bei geradem Verlaufe der Gefässe rund ist, dass der Ursprung in der Stammaxen-Radialebene erfolgt und die Gestalt des freien Astursprunges hat. Nach dieser Annahme bedarf dann nicht mehr die hydrodynamische Gestaltung, sondern im Gegentheil jede „Abweichung" von derselben einer besonderen Erklärung; denn jede Abweichung giebt Anlass zu einem Flüssigkeitsstoss, gegen welchen durch besondere Kräfte fortwährend Widerstand geleistet werden muss.

Solche besonderen Ursachen müssen also vorhanden sein und gesucht werden, für die Biegung der Gefässe und für den Abgang von Aesten unter nicht hydrodynamischem Ursprungswinkel. In diesen Fällen dürfen wir wohl mit Recht die besonderen Ursachen in den gestaltenden Kräften des Parenchyms der Organe und damit in der phylo- und ontogenetischen Vorgeschichte der Organismen suchen. Dass aber selbst bei diesen Abweichungen einerseits noch ein Gleichgewicht sich herstellt, wie die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe bekundet, und dass andererseits die Reibung bei den Richtungsänderungen der Gefässe in der Continuität durch allmähliches Umbiegen möglichst gering wird, beweist nur wieder, dass kein besonderer Widerstand geleistet wird ohne besondere locale, ihn erzeugende und die nöthige Kraft liefernde Ursachen.

Digitized by Google

[Ich will die Gelegenheit des Wiederabdruckes benützen, meine bezügliche Auffassung noch etwas weiter auszuführen.

Aus den mitgetheilten Thatsachen lässt sich das Gesetz ableiten:

Die normale „Gestaltung" und zum Theil auch die „Richtung" des Lumens der Blutgefässe ist zumeist durch die hämodynamischen Kräfte bedingt.

Da ferner bekanntlich die Gefässwandung in ihrer „Dicke" an die Grösse des Blutdruckes, ihm Widerstand leistend, sich anpasst, so kann das weitere Gesetz formulirt werden: die Ausbildung der widerstandsfähigen Dicke der Gefässwandung ist durch die hämodynamischen Kräfte vermittelt.

Von der weiteren bekannten Thatsache, dass die „morphologische Weite" der Gefässlichtung nach dem mittleren Bedarf sich einrichtet, wird hier abgesehen (hierüber siehe Nr. 4, S. 159 u. f.; ferner H. Nothnagel, Entstehung des Collateralkreislaufes, Zeitschr. f. klin. Medicin, Bd. 15, 1888 und R. Thoma, oben S. 68).

Aus den beiden ersteren Anpassungen sind zwei **„gestaltende Wirkungsweisen"** der Gefässwandung abzuleiten, welche Anpassungsfähigkeiten darstellen:

1. Die normale Gefässwandung wächst derart, dass ihre innere Oberfläche nicht oder möglichst wenig von den Flüssigkeitsstrahlen gestossen wird, sondern der Oberfläche dieser Strahlen parallel verläuft. Diese Reactionsweise repräsentirt in ihren Folgen vollkommene Nachgiebigkeit gegen die geringe Grösse des Flüssigkeitsstosses und hat zur Folge, dass das Lumen der Gefässe an jeder einzelnen Stelle diejenige Gestalt annimmt, die der Blutstrahl nach den unmittelbar vorher bestehenden, gegebenen Verhältnissen bei „freiem" Ausfluss von selber annehmen würde (s. S. 75).

Aeussere Einwirkungen können aber durch Zwang Abweichungen von den durch dieses (auf den gestaltenden Eigenschaften der Gefässwandung beruhende) Gesetz bezeichneten Gestaltungen hervorbringen. Diese Abweichungen werden aber durch diese gestaltenden Eigenschaften der Gefässwand auf das Minimum reducirt.

Digitized by Google

2. Die normale Gefässwandung wächst, bei nicht zu rascher Steigerung des mittleren Blutdruckes, derart in die Dicke, dass sie durch die Blutspannung nicht über ein gewisses normales mittleres Maass passiv gedehnt wird. Diese vitale Reaction producirt die Widerstandsfähigkeit der Gefässwandung gegen die hohe Blutspannung.

Bei den Capillaren müssen beide Anpassungen, die Widerstand producirende und die nachgebende sich in ein und derselben Haut vollziehen.

Bei den grösseren Gefässen mit dreischichtiger Wandung kann man annehmen, dass die der Blutspannung Widerstand leistende Function derselben hauptsächlich von der Media und Adventitia, die dem Flüssigkeitsstosse nachgebende Function in erster Linie von der, in ihrer Dicke normaler Weise bei grossen und kleinen Gefässen nur wenig sich ändernden, Intima verrichtet wird. Dieses Nachgeben der Intima ist aber nicht als passives Umgeformt werden durch Verschiebung ihrer Theile, wie in den angeführten Experimenten mit weichem Material vorzustellen, da sie dazu viel zu fest ist; sondern diese Anpassung muss in besonderen vitalen Reactionen der Intima auf den Flüssigkeitsstoss seine Erklärung finden, in Reactionen, die sich durch Wachsthum und vielleicht auch durch Schwund vollziehen (s. S. 82).

Da Thoma beobachtet hat, dass bei Schwächung der Media die Intima hypertrophirt und allmählich auch widerstandsfähiger wird, so ist zu schliessen, dass die Intima mit ihren dabei betheiligten äusseren Schichten vicariirend für die Media eintreten und sehr erheblichen Spannungswiderstand produciren kann.

Auch muss andererseits eine Abhängigkeit der Gestaltung der Media von der Intima bestehen, da letztere sich an den Flüssigkeitsstrahl anpasst, aber nur wenig veränderliche Dicke hat, in Folge dessen die innere Grenze der Media fast der Innenfläche der Intima parallel ist und nur in bestimmter Weise von ihr abweicht; die Media passt sich also normaler Weise in ihrer Gestaltung an die Gestalt der Intima an, da sonst die Intima an den Stellen der Nichtanpassung der Media unregelmässige Dicke darbieten müsste.

Da die Intima normaler Weise, d. h. hier bei normaler Intima, stets

Digitized by Google

dünn bleibt, muss ihre normale Anpassungsfähigkeit an die Gestalt des Blutstrahles eine entsprechend beschränkte sein. So kommt es, dass sie an manchen Stellen sich dem Strahl nicht ganz hat anpassen können, sondern lebenslang dem Flüssigkeitsstoss ausgesetzt ist. Ob sie an diesen Stellen durch besondere Verdickung resp. Verdünnung doch der besten Form nahe kommt, ist erst noch zu prüfen. Noch mehr geht es natürlich über ihre Leistungsfähigkeit, durch äussere Verhältnisse, wie Wachsthumsverschiebungen bedingte Biegungen des Verlaufes des Gefässes oder auch nur des Ursprungskegels auszugleichen. Oder wenn in schon grossen Gefässen starke Aenderungen der Circulation stattfinden (z. B. Umkehr des Blutstromes nach Unterbindung oder wie in einigen ventralen Gefässen der Leber nach der Geburt, s. S. 74), so kann die Intima bei der an die frühere Circulationsweise mit angepassten Gestalt der Media die neue Anpassung wohl kaum allein leisten, sondern sie ist in dem Erreichbaren von der wohl langsamer verlaufenden entsprechenden Mitumgestaltung der Media abhängig.

Kehren wir nach dieser Einschaltung zum ursprünglichen Text zurück.]

Um nun noch einen Schritt weiter zu gelangen und so vielleicht die Züchtung der specifischen Reaction, welche sich in der Gefässbildung überhaupt äussert oder der partiellen, blos gegen die „Blutspannung" sich richtenden Natur derselben zu erklären, könnte man das ge- [**336**] genwärtig so gebräuchliche Verfahren der Appellation an die Ultimo ratio, an den Kampf der Individuen, an den Kampf, zunächst der Zellenstaaten unter einander einschlagen. Allein dies würde hier wie übrigens in vielen Fällen erscheinen, als wollte man sämmtliche gute Einrichtungen eines Staates in Regierung, Gesetzgebung, Verwaltung, Wissenschaften, Handel, Gewerbe etc. allein auf den Kampf mit den übrigen Staaten zurückführen.

Noch eher ginge schon die Ableitung unter Zuhilfenahme des **züchtenden Kampfes der gleich fungirenden Theile** eines Organes, hier vom „Kampf der Zellen" der Gefässwand, um Nahrung und Raum, wobei dann zugleich ein Princip des Sieges

Digitized by Google

des in der „specifischen" Weise stärker Fungirenden[1]) eingeführt werden müsste in der Art, dass z. B. Vorsprünge gegen das Lumen über die Grenzen der hydrodynamischen Gestaltung hinaus zu Grunde gingen, weil sie blos dem Anprall der Flüssigkeit, nicht aber dem Druck der Blutspannung, welchen allein die weiter draussen innerhalb der Ringverbindung liegenden Theile überwinden können, activ zu widerstehen haben. Dabei müsste dann auch noch für den Sieg des specifisch Fungirenden innerhalb der einzelnen Zelle der „Kampf der letzten [lebensthätigen] Zelltheilchen" verwendet werden, durch welchen im Stoffwechsel blos die Insubstantiationen der die specifische Function bildenden Processe, welche durch das fortwährende Fungiren immer neu erregt und also gekräftigt werden, sich dauernd mit Materie neu zu regeneriren vermöchten, auf Kosten der weniger angeregten, weniger specifischen Processe[2]). Bei diesem Zugrundegehen der weniger stark und specifisch fungirenden Theile muss alsdann die Zelle diejenige Gestalt erhalten, welche die Gesammtheit der am stärksten fungirenden Theile besitzt [„functionelle Gestalt" s. Nr. 9, S. 138 und 146].

Auf diese Weise würde die Entstehung aller in ihrer functionellen Bedeutung erkannten und als höchst zweckmässig befundenen organischen Gestaltungen, z. B. des Gesichtsapparates oder der Knochenspongiosa, unserem Verständniss erheblich genähert werden[3]), wenn nicht der Begriff der alleinigen Erhaltung der specifischen Processe durch immer neue Insubstantiirung bei weiterem Verfolgen auf eine ganze Kette von Problemen führte, von denen ich indessen glaube, dass sie einer eingehenderen Untersuchung werth sind.

Schliesslich halte ich es auch für lohnend, in ähnlicher Weise, wie man die physiologischen und die pathologisch-anatomischen und -chemischen Reactionen des Organismus untersucht, so auch das normale morphologische Geschehen als Ausdruck **„specifischer**

1) Siehe Nr. 4 S. 89.
2) Siehe Nr. 4 S. 81.
3) Siehe Nr. 4 S. 114.

Digitized by Google

gestaltender Reactionsweisen" aufzufassen, um alsdann die Vielheit des Geschehens auf eine Minderheit von Ursachen und von Reactionsweisen zurückzuführen [s. Epigenesis, II, S. 5 und 20].

Durch die vorliegende Abhandlung in Verbindung mit der früheren wurde der Beweis zu führen gesucht, dass die drei am Anfang citirten Regeln durch Anpassung an die hydrodynamischen Kräfte des Blutstromes bedingt seien: Die erste und dritte Regel dadurch, dass der Blutgefässwandung im Allgemeinen blos die Fähigkeit des Widerstandes gegen die Blutspannung eigen ist, woraus sich dann von selbst die betreffenden Gestaltungen ergeben, während dagegen die Fähigkeit, auch dem Flüssigkeitsstoss zu widerstehen, eine blos locale und durch besondere Ursachen bedingte ist. Die zweite Regel, über die Ablenkung des Stammes bei der Astabgabe sei bedingt durch eine Druckausgleichung des Flüssigkeitsstosses auf beiden Schenkeln des Verästelungswinkels (für Venen auf den beiden Seiten des aus der Verbindung resultirenden Stammes) und vielleicht auch durch eine zu [fast] demselben Restultate führende Ausgleichung der Rückstösse aus dem Ast und der Fortsetzung des Stammes.

In Folge des mehr oder weniger hydrodynamischen Bedingtseins verlieren die Verästelungswinkel an speciellem morphologischem Interesse. Dieses Interesse wird übertragen auf die Gefäss verlaufswinkel, da sie allein durch die specifische Gestaltung der Organe bedingt sind. Dabei tritt zugleich eine Vereinfachung der anatomischen Aufgabe durch den Umstand ein, dass in den einzelnen Regionen mancher Organe die Gefässe trotz ganz verschiedener Ursprungswinkel alle nach wenigen festen Richtungen „verlaufen".

Die vorhandene Anpassungsfähigkeit selber wurde als eine weiterer Erklärung bedürftige, specifische gestaltende Reaction der betreffenden Gewebe des Organismus gegen den Blutdruck aufgefasst.

Der Nutzen der Einrichtungen besteht in der Verbreitung des Blutes unter der geringsten Reibung, also im Betriebe der Circulation mit dem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial.

Leipzig, April 1879.

Digitized by Google

Nr. 3.

Ueber die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus.

1880.

Breslau 1880. Verlag von S. Schottländer.

Inhalt.

Seite

Literatur 104
Functionelle Anpassung 114
Leistungsfähigkeit der Variabilität 116
Leistungsfähigkeit der Zuchtwahl 116
Leistungen beider während der Periode des Uebergangs vom Wasser- zum Luftleben 118
Direct das Zweckmässige schaffende Leistungen der functionellen Anpassung 121
Gesetze der functionellen Anpassung 126
Zweckmässige gestaltende Reactionen auf äussere Einwirkungen 128
Quantitative Selbstregulation 130
Zweckmässige Leistungen der correlativen Variabilität 131
Thesen 134

Das Problem einer Erklärung der Zweckmässigkeit in der Natur hat schon die ältesten Philosophen beschäftigt, und hat auch schon im classischen Zeitalter der Antike seine allgemeine und principiell vollständige Lösung durch Empedocles gefunden. Er erreichte bereits

Digitized by Google

das Endziel der Zweckmässigkeitslehre: Die Erkenntniss der Art und Weise, auf welche zweckmässig Erscheinendes sich bilden könne, ohne Einwirkung einer nach vorbedachten Zielen gestaltenden Kraft, rein aus mechanischen Gründen heraus.

Dieser grosse Denker fasste[1]) die materielle Grundsubstanz, die ursprüngliche primäre Grundsubstanz, als das an und in sich unveränderliche Ursein, und liess sie gemischt werden, nicht durch in ihr liegende Kräfte, sondern durch die Kräfte der Liebe und des Hasses. In diesem mit zwei einander entgegenwirkenden Kräften versehenen Stoffgemenge musste ein lang dauernder Wechselkampf stattfinden, aus welchem blos die dauerfähigen Aggregationen schliesslich allein übrig bleiben konnten, da alle gebildeten Gruppirungen so lange immer wieder gelöst werden mussten, so lange in der Wechselwirkung noch stärkere Conglomerate sich bildeten.

So war denn durch ihn zum ersten Male die Möglichkeit der Entstehung sogenannter zweckmässiger Einrichtungen auf rein mechanische Weise auf dem Wege der Ausmerzung aller sich in der Wechselwirkung der Kräfte nicht dauerfähig erweisenden Combinationen gefunden; und es war damit die Möglichkeit einer mechanischen Entstehung des in allen seinen [6] Theilen so wunderbar zweckmässigen thierischen Organismus wenigstens philosophisch nachgewiesen.

Die Zweckmässigkeit war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische; und allein in diesem Sinne reden wir im Folgenden von Zweckmässigkeit.

Man könnte nun denken, dass dieser philosophischen Lösung der Aufgabe die empirische bald hätte nachfolgen müssen. Wer aber die Geschichte der griechischen Philosophie kennt, weiss, wie weit die Griechen noch in ihrer Weltanschauung gebunden waren, theils durch Mangel an Beobachtungen, theils durch falsche Beobachtungen, aus welchen sich ganze Reihen von Wahnvorstellungen ergaben; und dass die Fähigkeit, wirklich objectiv und mit Selbstkritik zu beobachten, nur einigen wenigen der bedeutendsten Männer zu Theil gewesen ist.

[1]) Aristotelis Phys. II. 8.

Digitized by Google

So wurde sowohl die Bedeutung der Empedocleischen Lösung dieses grossen Problems nicht erkannt, geschweige denn, dass man sie für Specialforschung genutzt hätte. Sie ging gänzlich verloren und musste auf dem mühsamen Wege empirischer, wissenschaftlicher Detailforschung, nach langem, vergeblichen Suchen vieler ausgezeichneter Männer, vollkommen neu entdeckt werden. Dafür war es dieses Mal nicht blos eine philosophische, principielle Lösung, sondern eine exact wissenschaftliche.

Ch. Darwin und A. Wallace entdeckten, wie bekannt, nicht blos von Neuem das Princip des Kampfes als die Ursache der mechanischen Entstehung des sog. Zweckmässigen, sondern sie wiesen zugleich auch nach, dass in Folge der geometrischen Vermehrung der Organismen ein derartiger Kampf unter ihnen wirklich stattfinden müsse, und dass weiterhin in Folge der fortwährenden Variationen der Organismen in allen ihren Theilen auch immer die Möglichkeit eines Uebrigbleibens eines Besseren vorhanden sei.

Indem dann die übriggebliebenen Wesen ihre bevorzugten Eigenschaften unter gleichzeitigen neuen Modificationen von diesem Fundament aus vererben, ist die Möglichkeit gegeben, von den neuen, im Mittel schon vollkommneren, Modificationen wiederum die besten auszulesen, so dass eine fortwährend steigende Vervollkommnung stattfinden muss. Und diese Vervollkommnung wird zugleich zu einer Mannigfaltigkeit der Formen führen, wenn, wie es thatsächlich der Fall ist, die äusseren auslesenden Bedingungen selber mannigfaltig und mit der Zeit wechselnde sind.

[7] So ist also mit dem Nachweise der Wirksamkeit des Selectionsprincipes und dem Hilfsprincip der Variabilität der Organismen und der äusseren Existenzbedingungen die Nothwendigkeit der Entstehung einer stetig sich steigernden Mannigfaltigkeit und Vervollkommnung bewiesen, und damit zugleich die Möglichkeit eröffnet worden, die hochgradige Verschiedenheit und Complication der höheren Organismen durch allmähliche Umbildung aus niederen, einfachen, ja einfachsten Zuständen abzuleiten. Zu diesem Zwecke der Nachweisung der Entstehung der Arten durch allmähliche weiter-

Digitized by Google

gehende Differenzirungen nach bestimmten Richtungen und der Descendenz der höheren Organismen von den niederen wurde die Lehre geschaffen und an ihrer Vervollständigung nach dieser Seite hin seit zwanzig Jahren emsig gearbeitet.

Dagegen wurde weniger für die Ermittelung der Entstehungsweise und Ursachen der zweckmässigen Einrichtungen im Speciellen, sowohl zum Theil derjenigen, welche Speciescharaktere darstellen, als besonders derjenigen, welche ganzen Klassen oder Ordnungen gemeinsam sind, gethan und daher auch die Lehre im Einzelnen noch nicht eingehend geprüft, ob sie fähig sei, alle vorhandenen sog. Zweckmässigkeiten als nothwendige Folgerungen der aufgestellten wirksamen Principien hervorgehen zu lassen.

Wir wollen im Folgenden kurz einen Anfang mit einer solchen Prüfung machen und nehmen zu diesem beschränkten Zwecke an, die Lehre sei in ihren übrigen uns nicht angehenden Theilen bereits vollkommen sicher gestellt und den Lesern ausreichend bekannt.

Das Zweckmässigste entsteht nach Obigem vorwiegend oder fast ausschliesslich durch die Auslese aus beliebigen Variationen einmal im Kampfe um's Dasein, zweitens durch die geschlechtliche Auslese. Für unsere Zwecke können wir diese beiden Principien zusammenfassen und ihnen ein gemeinsames Ausleseconto eröffnen.

Ausserdem aber sind schon von den Begründern einige Arten der Variabilität angeführt worden, welche auf etwas näherem Wege mehr oder minder Zweckmässiges hervorzubringen im Stande zu sein scheinen. Da diese für unsere Untersuchung von besonderer Wichtigkeit sind, so müssen wir sie hier detaillirt vorführen, um genau vor Augen zu haben, wie weit sie bis jetzt ausgebildet und verwerthet worden sind und auch, wie weit dies von den hauptsächlichsten Autoren geschehen ist, da gerade darüber noch ungeschlichtete Streitigkeiten sich erhoben haben.

[8] Zuerst ist zu erwähnen das Princip der „Variabilität durch die Einwirkung der äusseren Lebensbedingungen".

Digitized by Google

Darwin sagt darüber[1]): „Es scheinen die Lebensbedingungen auf zweierlei Weise zu wirken: direct auf den ganzen Organismus oder nur auf gewisse Theile, und indirect durch Affection der Reproductionsorgane. Indem wir hier die letztere Wirkung als für unsere Zwecke nicht in Betracht kommend übergehen, citiren wir blos im Sinne der directen Einwirkung.

Darwin fährt fort: „Es ist ausserordentlich schwer, in Bezug auf die Ausdehnung der Veränderungen, welche in dieser Weise bestimmt herbeigeführt worden sind, zu irgend einem Schlusse zu gelangen. Kaum ein Zweifel kann indess über viele kleine Abweichungen bestehen, wie Grösse in Folge der Menge der Nahrung, Farbe in Folge der Art der Nahrung, Dicke der Haut und des Haares in Folge des Klimas u. s. w. Jede der endlosen Varietäten, welche wir am Gefieder unserer Hühner sehen, muss ihre bewirkende Ursache haben, und wenn ein und dieselbe Ursache gleichmässig lange Reihen von Generationen hindurch auf viele Individuen einwirken würde, so würden wahrscheinlich auch alle in derselben Weise modificirt werden. Ferner sagt er[2]): „Wir wollen nun kurz untersuchen, wie die domesticirten Rassen schrittweise von einer oder von mehreren einander nahe verwandten Arten erzeugt worden sind. Einige Wirkung mag dabei dem directen und bestimmten Einflusse äusserer Lebensbedingungen und eine geringe der Angewöhnung zuzuschreiben sein; es wäre aber kühn, solchen Kräften die Verschiedenheiten zwischen einem Karrengaul und einem Rennpferde, zwischen einem Windspiele und einem Schweisshunde zuschreiben zu wollen."

Weiterhin führt er an[3]): „In wie weit Verschiedenheiten der äusseren Lebensbedingungen wie Klima, Nahrung u. s. w. in einer bestimmten Weise eingewirkt haben, ist sehr schwer zu entscheiden. Wir haben Grund zu glauben, dass im Laufe der Zeit die Wirkungen grösser gewesen sind, als es durch irgend welche klare Belege als wirklich geschehen nachgewiesen werden kann. Wir können aber getrost schliessen, dass die zahllosen zusammengesetzten Anpassungen

[1]) Entstehung der Arten, übersetzt von V. Carus, 5. Aufl. 1872, S. 19.
[2]) l. c. S. 39.
[3]) l. c. S. 149.

Digitized by Google

des Baues, welche wir durch die ganze Natur zwischen verschiedenen organischen Wesen bestehen sehen, nicht einfach einer solchen Wirkung zugeschrieben werden können."

[9] Auf der folgenden Seite sagt er bezüglich des dickeren Pelzes der in nördlichen Breiten lebenden Thiere: „Es scheint wohl, als ob das Klima einige unmittelbare Wirkung auf die Beschaffenheit des Haares unserer Hausthiere ausübe."

In seinem Werke über das Variiren der Pflanzen und Thiere im Zustande der Domestication[1]) spricht er sich im allgemeinen im gleichen Sinne aus:

Darwin erkennt also den Einfluss der Lebensbedingungen als sehr bedeutend für die Variabilität an und giebt auch zu, dass sie bei längerer Dauer erbliche Wirkungen hervorzubringen vermögen. Aus den so entstandenen Variationen muss dann die Auslese, welche zuweilen eben durch solche äussere Bedingungen selbst besorgt wird, das Zweckmässige erhalten. So bemerkt Darwin[2]): „In einem gewissen Sinne kann man sagen, dass die Lebensbedingungen nicht allein Veränderlichkeit entweder direct oder indirect verursachen, sondern auch natürliche Zuchtwahl einschliessen, denn es hängt von der Natur der Lebensbedingungen ab, ob diese oder jene Varietät erhalten werden soll."

E. Haeckel schätzt den Einfluss etwas grösser, indem er sagt[3]): „Indessen können wir ihren Einfluss doch nicht so gering wie Darwin schätzen, wenn wir daran denken, welch' enorme Veränderung z. B. allein unser Centralnervensystem (die Vorstellung des Wollens, Empfindens und Denkens) durch die Einwirkung des Klimas (Licht, Wärme, Feuchtigkeit), der verschiedenen Nahrungsmittel (alcoholische Getränke, Kaffee und Thee, Fleisch, Amylaceen u. s. w.) zu erleiden hat; wie der Charakter ganzer Nationen durch das Klima und die Art der Nahrung bestimmt wird, wie wir bei unseren Hausthieren und Culturpflanzen durch geringe Veränderung der Nahrung und des

---

1) übersetzt von V. Carus, 2. Aufl., 1873, Band II, S. 334.
2) Entstehung der Arten S. 150.
3) Generelle Morphologie 1866, Bd. II, S. 210.

Digitized by Google

Klima bedeutende Abänderungen in Form und Function hervorrufen können."

Aber auch er leitet nicht die directe Entstehung „zweckmässiger" Einrichtungen aus diesem Princip ab; sondern auch nach seiner Ansicht werden aus den so entstandenen Variationen immer erst die zweckmässigen durch den Kampf ausgelesen.

Es wäre somit eigentlich keine Veranlassung gewesen, das Princip der alterirenden Einwirkung der äusseren Lebensbedingungen hier anzuführen, wenn ich nicht selber die Absicht hegte, dasselbe im Folgenden zur directen Ableitung einiger zweckmässigen Einrichtungen zu verwenden.

Dasselbe gilt von dem nun zu besprechenden zweiten Principe, von der „correlativen Variabilität" oder von [10] dem „correlativen Wachsthum", wie es Darwin früher bezeichnete. Er giebt von ihm[1]) folgende Definition: „Unter correlativem Wachsthum verstehe ich die Erscheinung, dass verschiedene Theile des Organismus in irgend einer unbekannten Weise so mit einander verbunden sind, dass, wenn der eine Theil abändert, es auch der andere thut, und wenn Abänderungen in einem Theil durch Zuchtwahl gehäuft werden, andere Theile modificirt werden."

Als Beispiel führe ich an: „Züchter glauben, dass lange Beine beinahe immer auch von einem verlängerten Kopf begleitet werden. Weisse Katzen mit blauen Augen sind gewöhnlich taub. Farbe und Eigenthümlichkeiten der Constitution stehen mit einander in Verbindung, wie daraus hervorgeht, dass nach Heusinger auf weisse Schafe und Schweine gewisse Pflanzen schädlich einwirken, während dunkelfarbige nicht afficirt werden."

Am häufigsten sind derartige Correlationen zwischen homologen Theilen eines Organismus, sodass, wenn z. B. die linke Hand sechs Finger hat, die rechte auch sechs Finger bekommen hat. Ferner sind sie häufig bei denjenigen Theilen, welche zu einem Organsystem gehören, z. B. den Hautgebilden, so dass bei übermässigem Haarwuchs auf dem ganzen Körper die Zähne fehlen. Besonders

[1]) Die Abstammung des Menschen, deutsch von V. Carus 1875, Bd. I, Vorrede.

Digitized by Google

constant sind sie indessen zwischen den Geschlechtsorganen und den secundären Sexual-Charakteren, so dass z. B. ein castrirter Hirsch kein Geweih wieder bekommt, wenn er es zur Zeit der Castration abgeworfen hatte.

Wir können die citirten Beispiele als Typen der correlativen Variabilität ansehen und das gemeinsame derselben mit DARWIN in der zur Zeit gänzlichen Unverständlichkeit der Ursachen des Zusammenhanges erblicken. Sie bilden damit einen gewissen Gegensatz zu den gleich zu erwähnenden „functionellen Correlationen", welche wir wenigstens zu verstehen anfangen. Ein weiterer Unterschied besteht zugleich noch darin, dass die functionellen Correlationen zweckmässige Veränderungen der Organe hervorbringen, während dieses hier nicht der Fall zu sein braucht. DARWIN erwähnt in Bezug darauf[1]): „Correlation ist ein sehr wichtiger Umstand, denn bei Species und in einem geringeren Grade auch bei domesticirten Rassen finden wir constant, dass mit der Modification gewisser Theile zu irgend einem nutzbaren [**11**] Zwecke, zugleich andere Theile mehr oder minder modificirt sind, ohne dass man im Stande ist, irgend einen Vortheil in diesen Veränderungen zu entdecken. Ohne Zweifel ist grosse Vorsicht nöthig, wenn wir zu einem derartigen Schlusse gelangen, denn es ist schwer, unsere Unwissenheit von dem Gebrauche verschiedener Theile der Organisation zu überschätzen. Aber wir können glauben, dass viele Modificationen von keinem directen Dienste sind, da sie nur in Correlation mit anderen nützlichen Veränderungen entstanden sind."

HAECKEL legt diesem Princip der „correlativen Variabilität" wiederum etwas grössere Bedeutung bei. Er sagt[2]) über sein Gesetz der wechselbezüglichen (correlativen) Anpassung: „Alle Abänderungen, welche in einzelnen Theilen des Organismus durch cumulative oder sonstige Anpassung entstehen, wirken dadurch auf den ganzen Organismus und oft besonders noch auf einzelne bestimmte Theile desselben zurück und bewirken hier Aenderungen, welche nicht unmittelbar durch jene

1) **Entstehung der Arten**, S. 23.
2) l. c. II, S. 216.

Digitized by Google

Anpassungen bedingt sind. Dieses Anpassungsgesetz ist eines der wichtigsten und in seinen Wirkungen schon längst bekannt. Indessen man hat blos die Wirkung vor Augen gehabt, ohne sich der Ursache derselben bewusst zu werden. Diese kann nur im Zusammenhange der Ernährungserscheinungen des Organismus gefunden werden und zwar in einer nutritiven Wechselwirkung zwischen allen Theilen des Organismus."

Es ist hier also noch weniger als beim Einfluss der Lebensbedingungen eine „directe" Gestaltung des sog. Zweckmässigen von den Autoren angenommen worden; aber wir werden gleichfalls eine solche daraus abzuleiten versuchen.

Wir kommen zum wichtigsten der bekannten Hilfsprincipien der Selectionslehre, zur „Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches". Darwin äussert sich darüber[1]):

„Veränderte Gewohnheiten bringen eine erbliche Wirkung hervor, wie die Versetzung von Pflanzen aus einem Klima in's andere deren Blüthezeit ändert. Bei Thieren hat der vermehrte Gebrauch oder Nichtgebrauch der Theile einen noch bemerkbareren Einfluss gehabt; so habe ich bei der Hausente gefunden, dass die Flügelknochen leichter und die Beinknochen schwerer im Verhältniss zum ganzen Skelete sind als bei der wilden Ente; und diese Veränderung kann man getrost dem Umstande zuschreiben, dass die zahme Ente weniger fliegt und mehr geht, als es diese Entenart im wilden Zustande thut. Die erbliche stärkere Entwickelung der Euter bei Kühen und Geisen [**12**] in solchen Gegenden, wo sie regelmässig gemolken werden, im Verhältniss zu demselben Organ in anderen Ländern, wo dies nicht der Fall, ist ein anderer Beleg für die Wirkung des Gebrauches."

Ferner, pag. 53: „Etwas (und vielleicht viel) von der Variabilität mag dem Gebrauche oder Nichtgebrauche der Organe zugeschrieben werden." Die eingeklammerten, den Einfluss verstärkenden Worte befanden sich nicht in der I. Auflage des Buches.

Pagina 150 fügt er hinzu: „Die im ersten Capitel angeführten

[1]) Entstehung der Arten S. 22.

Digitized by Google

Thatsachen lassen wenig Zweifel, dass bei unseren Hausthieren Gebrauch gewisse Theile verstärkt und vergrössert und Nichtgebrauch sie verkleinert hat, und dass solche Abweichungen erblich sind. In der freien Natur hat man keinen Maassstab zur Vergleichung der Wirkung lang fortgesetzten Gebrauches oder Nichtgebrauches, weil wir die elterlichen Formen nicht kennen; doch tragen manche Thiere Bildungen an sich, die sich am besten als Folge des Nichtgebrauches erkennen lassen." So führt er die amerikanische Dickkopfente, welche nur schwach über der Oberfläche sich flatternd erhalten kann, die Unfähigkeit des Strauss, zu fliegen, die verkümmerten Vordertarsen vieler männlicher Kothkäfer[1]) an.

Ferner sagt er[2]): „Die Augen der Maulwürfe und einiger wühlender Nager sind an Grösse verkümmert und in manchen Fällen ganz von Haut und Pelz bedeckt. Dieser Zustand der Augen rührt wahrscheinlich von fortwährendem Nichtgebrauch her, dessen Wirkung aber vielleicht durch natürliche Zuchtwahl unterstützt wird." „Es ist wohl bekannt, dass mehrere Thiere aus den verschiedensten Klassen, welche die Höhlen in Kärnthen und Kentucky bewohnen, blind sind. Bei einigen Krabben ist der Augenstiel noch vorhanden, obwohl das Auge verloren ist. Da man sich schwer vorstellen kann, wie Augen, wenn auch unnütz, den im Dunkeln lebenden Thieren schädlich werden sollten, so schreibe ich ihren Verlust auf Rechnung des Nichtgebrauches."

Die eben zugestandene Bedeutung dieses Princips schwächt er aber gleich wieder ab, indem er nach Anführung des Beispieles, dass ein Cirripede, wenn er an einem andern als Schmarotzer lebt, mehr oder weniger seine eigene Kalkschale verliert, bemerkt[3]): „Darnach glaube ich, wird es der natürlichen Zuchtwahl in die Länge immer gelingen, jeden Theil [**13**] der Organisation zu reduciren und zu ersparen, sobald er durch eine veränderte Lebensweise überflüssig geworden ist. Und ebenso dürfte sie umgekehrt vollkommen im Stande sein, ein

[1]) l. c. S. 151.
[2]) l. c. S. 153.
[3]) l. c. S. 164.

Digitized by Google

Organ stärker auszubilden, ohne die Verminderung eines anderen benachbarten Theiles als nothwendige Compensation zu verlangen".

Es ergiebt sich also, dass DARWIN im Grunde der „directen" umgestaltenden Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch nur einen geringen Antheil zuschreibt, und das meiste an der Verkleinerung unnöthiger und an der Vergrösserung nützlicher Organe von der Wirkung der Zuchtwahl aus freien Variationen ableitet. Das Beispiel der Verkleinerung der Kalkschale, welche allerdings nicht durch nachträgliche Atrophie hat entstehen können, ist ihm hier verhängnissvoll geworden.

HAECKEL erkennt der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches eine viel grössere Bedeutung zu und weist[1]) einmal nach, dass diese Aenderungen der Gewohnheit auch nur durch Aenderungen äusserer Umstände bedingt werden und führt dann im Einzelnen aus, wie gross die dadurch hervorgerufenen Aenderungen sind. Er lässt so[2]) die Muskeln eines Turners sich um das Doppelte verdicken und dabei die Leistungsfähigkeit um des Vielfache sich vergrössern. Er sagt: „Der Uebungsact selbst, die oft wiederholte Bewegung des Muskels, veranlasst eine Veränderung in der Ernährung des Muskels, welche einen vermehrten Zufluss von Nahrungsstoff herbeiführt. Dadurch wächst der Muskel, er nimmt zu an der Zahl der Primitivfasern, vielleicht auch an denjenigen chemischen Bestandtheilen der Muskelsubstanz, welche vorzugsweise bei der Contraction thätig sind, er verbessert sich also wahrscheinlich nicht blos quantitativ, sondern auch qualitativ, indem die im ungeübten Muskel abgelagerten Fette durch die Uebung verschwinden und durch edlere Eiweissbestandtheile ersetzt werden".

Ferner führt er an[3]): „Wie mächtig dieses Gesetz der Angewöhnung wirkt, ist so allbekannt, dass wir keine weiteren Beispiele anzuführen und blos an das bekannte Sprichwort zu erinnern brauchen: *Consuetudo altera natura.* Wir wollen noch ausdrücklich hervorheben, dass der Nichtgebrauch der Organe, welcher rückbildend auf

1) l. c. II. S. 211.
2) l. c. II. S. 231.
3) l. c. II. S. 215.

Digitized by Google

dieselben wirkt, nicht minder wichtig ist, als der Gebrauch der Organe, welcher ausbildend auf sie wirkt".

Schätzt Haeckel so schon den directen umgestaltenden [14] Einfluss höher; so wird letzterer noch erhöht durch die ihm zugeschriebene vollkommene Erblichkeit. Haeckel behauptet[1]) in seinem „Gesetz von der angepassten oder erworbenen Vererbung" ganz allgemein: „Alle Charaktere, welche der Organismus während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erwirbt und welche seine Vorfahren nicht besassen, kann derselbe unter günstigen Umständen auf seine Nachkommen vererben". Pagina 187 fügt er hinzu: „Viel wichtiger als die monströsen, auffallend vortretenden Abänderungen, welche durch die angepasste Vererbung übertragen werden, sind die unscheinbaren und geringfügigen Abänderungen, welche erst im Laufe von Generationen durch Häufung und Befestigung ihre hohe Bedeutung für die Umbildung der organischen Formen erhalten". Er spricht ferner aus, dass diese Vererbung um so sicherer und vollständiger für alle folgenden Generationen eintreten, je anhaltender die causalen Anpassungsbedingungen einwirken und je länger sie noch auf die nächstfolgenden Generationen einwirken.

Haeckel tritt hier, ohne es zu erwähnen, in einen gewissen Gegensatz zu Darwin, welcher diese Charaktere, wie wir sahen, für nicht genügend erblich hielt, um ihnen gegenüber der Wirkung der Zuchtwahl einen bedeutenden Einfluss zuzuerkennen. Dass Darwin diese Auffassung in dem gelesensten seiner Werke „Ueber die Entstehung der Arten", auch in den jüngsten Auflagen nicht geändert hat, ist wohl der Grund, dass die thatsächliche Aenderung seiner Ansicht, wie er sie in dem Werke „Ueber das Variiren der Pflanzen und Thiere etc." ausführlich darlegt, nicht genügend gewürdigt worden ist, und in Folge dessen von einem Getreuesten seiner Anhänger, wie Seidlitz[2]), denjenigen, welche gleich Haeckel und Oscar Schmidt der functionellen Anpassung grössere Bedeutung und Erblichkeit zuschreiben, der Vorwurf gemacht wird, sie seien keine Darwinisten, sondern Lamarckisten.

[1]) l. c. II, S. 186.

[2]) Die Darwin'sche Theorie. 2. Auflage, S. 265. Kosmos II.

Digitized by Google

Darwin hat sich indessen, wie wir gleich sehen werden, in dem erwähnten neuen Werke fast vollkommen den Ansichten, welche Haeckel 1866 in seiner „generellen Morphologie" ausgesprochen hat, angeschlossen. Er sagt[1]) in seiner Zusammenfassung der als erblich verwendeten Variabilitäten: „Vermehrter Gebrauch vergrössert einen Muskel und zwar in Verbindung mit den Blutgefässen, Nerven, Bändern, [15] Knochenleisten, an welchen er befestigt ist, ganzen Knochen und anderen damit verbundenen Knochen. Dasselbe gilt für verschiedene Drüsen. Vermehrte functionelle Thätigkeit stärkt die Sinnesorgane, vermehrter und intermittirender Gebrauch verdickt die Epidermis, und eine Aenderung in der Natur der Nahrung modificirt zuweilen die Haut des Magens und vermehrt oder vermindert die Länge der Därme. Andererseits schwächt und verringert fortgesetzter Nichtgebrauch alle Theile der Organisation. Thiere, welche während vieler Generationen nur wenig Bewegung gehabt haben, haben in der Grösse reducirte Lungen, und in Folge hiervon wird der knöcherne Brustkorb und die ganze Form des Körpers modificirt. Bei unsern seit Alters her domesticirten Vögeln sind die Flügel wenig gebraucht und daher bedeutend reducirt worden. Mit ihrer Abnahme ist der Brustbeinkamm, sind die Schulterblätter, Coracoide und Schlüsselbeine sämmtlich reducirt worden". Er leitet alle diese Bildungen hier ohne Zuchtwahl ab und bemerkt weiter: „Körperliche und geistige Eigenthümlichkeiten werden unter der Domestication verändert und die Veränderungen werden oft vererbt". Ferner[2]): „Veränderte Gewohnheiten können an jedem organischen Wesen, besonders wenn es ein freies Leben führt, oft zum vermehrten oder verminderten Gebrauch verschiedener Organe und in Folge dessen zu ihrer Modification führen. In Folge lang fortgesetzter Gewohnheit und noch besonders in Folge der gelegentlichen Geburt von Individuen mit einer unbedeutend verschiedenen Constitution werden Hausthiere und cultivirte Pflanzen in einer gewissen Ausdehnung acclimatisirt".

Darwin räumt also in diesem Werke der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches oder der **„functionellen An-**

[1]) Das Variiren der Thiere etc. II, S. 400.
[2]) l. c. II, S. 401.

Digitized by Google

passung", wie wir in Zukunft dafür kürzer sagen wollen, einen viel erheblicheren Einfluss auf die Umbildung der Organismen neben der natürlichen Zuchtwahl ein, als in der „Entstehung der Arten" und anerkannt damit ein Princip, welches auf viel kürzerem Wege als die Zuchtwahl, direct das Zweckmässige hervorbringt. Er hebt aber diesen Umstand nirgends hervor und begnügt sich auch bezüglich der Ursache dieses so wichtigen, seiner Auslese durch den Kampf die stärkste Concurrenz machenden Principes anzuführen[1]), dass ihm keine deutliche Erklärung in den Werken über Physiologie vorgekommen sei und führt blos die bekannte Annahme an, dass die bei der Function entstehende Vergrösserung [**16**] der Blutzufuhr die Ursache der Hypertrophie sei. Er ist indess vorsichtig genug, an dem Genügen dieser Erklärung zu zweifeln, um so mehr, als sie für die Knochen sehr unwahrscheinlich erscheint. Für den Nichtgebrauch schränkt er die Wirkung sehr ein, indem er sagt[2]): „Bei domesticirten Thieren ist die Reduction in Folge Nichtgebrauches niemals so weitgeführt worden, dass nur ein blosses Rudiment übrig bleibt, aber wir haben guten Grund zur Annahme, dass dies im Naturzustande oft eingetreten ist. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt wahrscheinlich darin, dass bei domesticirten Thieren nicht blos keine hinreichende Zeit für eine so tiefe Veränderung geboten ist, sondern dass auch, weil sie keinem heftigen Kampf um's Dasein ausgesetzt wurden, das Princip der Oekonomie der Organisation nicht in Thätigkeit tritt".

Indem wir nun an die Prüfung der Leistungsfähigkeit der genannten vier Principien für die Ableitung der in den Organismen uns bekannten zweckmässigen Einrichtungen herantreten wollen, so wollen wir uns in dieser Schrift blos mit der Prüfung der Leistungsfähigkeit der einzelnen Principien selber, also mehr mit der Bestimmung ihres relativen Werthes zu einander befassen und die Prüfung ihrer Gesammtheit, welche auch noch einige andere nebensächlichere Principien einschliesst, für das

[1]) l. c. S. 338.
[2]) l. c. S. 401.

Digitized by Google

Genügen zu obigem Zwecke einer anderen, nothwendig ausgedehnteren Abhandlung vorbehalten.

I. Zunächst kommt, als das Hauptprincip, in Betracht die Leistungsfähigkeit der Zuchtwahl, der Selection. Ihre Wirkungsfähigkeit ist gebunden an die **Grösse der Variabilität.** Dass die Variabilität nicht so frei ist, als man früher anzunehmen geneigt war, ist in der letzten Zeit wiederholt hervorgehoben worden, so durch NAEGELI[1]), EIMER[2]) und Andere. Letzterer behauptet sogar, die Variation erfolge blos aus inneren Ursachen und sei z. B. für Lacerta muralis in allen Standorten dieselbe. Trotzdem selbstverständlich die Variabilität nicht frei ist, sondern durch die specifische Natur des Organismus und die dadurch bedingten Wachsthums- und Reactionsgesetze in erster Linie bestimmt wird, so sehen wir doch so grosse Variationen vorkommen, dass wir von Seiten dieser Eigenschaft keine Beschränkung der Möglichkeit der Entstehung der vorliegenden zweckmässigen Gestaltungen der Organismen ersehen können (s. II. S. 64 u. f.).

[**17**] Dagegen ist die Beurtheilung der möglichen **Wirkungsgrösse des Selectionsprincipes** selber eine viel schwierigere. Die Grösse der Auslese ist abhängig zunächst von der Zahl der Nachkommen eines Eltern-Paares. Diese Zahl ist sehr schwankend: von den vielen Tausenden von Eiern, welche ein Fisch im Laufe seines Lebens legt und den immer noch sehr zahlreichen jungen Fischen, welche sich daraus entwickeln, bis herab zum Menschen oder Elephanten, welche im Durchschnitt blos sechs bis drei Nachkommen erzielen. Dadurch wird also die Möglichkeit der Auslese eine ungeheuer ungleiche sein. Wenn aber, wie es der Fall ist, Thiere mit geringeren Vermehrungszahlen in ihrer Gesammtzahl trotzdem in ihrer Zahl annähernd constant sich erhalten, so ist dies ein Beweis, dass für sie der Kampf um's Dasein ein entsprechend geringerer sein muss, als für diejenigen Thiere mit grosser Vermehrungszahl und constanter Gesammtzahl. Da indessen der Kampf und die durch ihn bewirkte Auslese die Haupt-

[1]) Sitzgsber. d. Kgl. Acad. zu München, math.-phys. Cl. 1873.
[2]) Zoologische Studien 1874.

Digitized by Google

factoren der Züchtung des Mannigfaltigen und Zweckmässigen sind, so sollte man erwarten, dass diejenigen Thiere, welche aus einer geringeren Zahl ausgelesen worden sind, weniger Arten-Charaktere besässen und weniger vollkommen an die Umstände angepasst seien, als die von einer grossen Anzahl übrig gebliebenen (s. II. S. 68).

Dies ist indessen nicht wahrnehmbar, man kann nicht wohl eine solche Stufenleiter verschiedengradiger Anpassung der Organismen, welche der Grösse ihrer Vermehrungszahlen entspräche, aufstellen.

Wir sind jedoch zur Zeit noch nicht im Stande, den Grad der Vollkommenheit der Anpassung genau zu beurtheilen; dies könnte man einwenden und man könnte auch sagen, die „Periode der Variabilität" der höheren Species mit kleineren Vermehrungszahlen habe entsprechend länger gedauert als bei den anderen, oder diese Species hätte früher grössere Vermehrungszahlen gehabt. Dies heisst aber die Sache in's Ungewisse verlegen und damit der Beurtheilung entziehen. Es geht daraus hervor, dass wir die factische Grösse der Auslese weder der Zahl noch der Zeit nach kennen, und dass wir daher auf diese Weise nicht beurtheilen können, ob dieser „principiell" ausreichende Factor auch „empirisch" allein ausreichend gewesen ist, mit Hilfe der angenommenen Variabilität die vorhandenen Einrichtungen hervorzubringen.

Trotzdem können wir einige Wahrscheinlichkeitsschlüsse machen. Untersucht man Individuen nächstverwandter Arten genauer, so findet man ausser den wenigen Arten-Charakteren, [**18**] welche in den Lehrbüchern angeführt werden, noch hundert, vielleicht tausend einzelner Abweichungen der Organe, abgesehen davon, dass die angegebenen Charaktere meist Gesammtcharaktere sind, welche sich selber wieder aus hunderten von Einzelcharakteren zusammensetzen.

Wie sind nun alle diese zum grössten Theile zweckmässigen Charaktere innerhalb der relativ kurzen Zeit der blossen Artbildung entstanden?

Wir kommen hier zu einem der wichtigsten Einwürfe gegen die zureichende Wirkung der Selection, den Vorgang in der Weise gedacht, wie ihn Darwin in seiner „Entstehung der Arten" schildert, und wie er noch sehr allgemein als der alleinig richtige von vielen

Digitized by Google

seiner Schüler angenommen wird, das heisst mit fast gänzlichem Ausschluss einer Mitwirkung der functionellen Anpassung zur Entstehung der erblichen Charaktere. Wir wollen im Folgenden zunächst die Lösung blos mit der Selectionstheorie versuchen, um klar zu stellen, zu welchen Unannehmbarkeiten die einseitige ausschliessliche Anwendung dieses Principes führt.

Es treten hier in der kurzen Zeit der Züchtung einer Species Hundert, vielleicht Tausend neuer zweckmässiger Einzeleigenschaften auf, und es müssen daher immer viele zugleich gezüchtet worden sein. Wenn aber hundert Eigenschaften gleichzeitig variiren, so sind über eine Million ‚Variations-Möglichkeiten, von denen blos Eine die vollkommen zweckmässige, eine geringe Anzahl die annähernd zweckmässigen sind, wenn die Variation in dem Sinne frei ist, dass sie nicht schon selber zur Gestaltung des Zweckmässigen tendirt. Man wird auch hier wieder einzuwenden versuchen, die vielen zweckmässigen Eigenschaften seien gar nicht gleichzeitig und immer alle gleichstark gefördert worden, sondern es seien immer blos einige auf einmal und erst nach deren Befestigung seien weitere daran gekommen. Kurz die Zeitperiode sei doch zur successiven Züchtung ausreichend gewesen. Diese Behauptung lässt sich indessen aus den oben angeführten Gründen weder beweisen noch positiv widerlegen; und da manche Anhänger Darwin's wie z. G. Seidlitz[1]) die Neigung haben, alles, von dem das Gegentheil nicht positiv bewiesen werden kann, als durch Wirkung der Zuchtwahl entstanden anzunehmen, so können wir in diesem Falle nichts dagegen thun, als unsere Missbilligung über ein solches Verfahren auszusprechen.

Es giebt aber einen Punct in der Entwickelungs- [**19**] geschichte des Thierreiches, von welchem wir mit Bestimmtheit behaupten können, dass die Vervollkommnung keine „successive" in den einzelnen Theilen war, sondern in fast allen Organen des Körpers eine gleichzeitige gewesen sein muss, weil günstige Variationen blos einzelner Theile auf einmal das Ueberschreiten dieser Periode nicht ermöglicht hätten. Es ist eine

[1]) l. c.

Digitized by Google

Periode, in der mit Sicherheit die gleichzeitige Ausbildung von Tausenden, ja Millionen zweckmässiger Einzeleigenschaften hat stattfinden müssen. Kann solches die Auslese aus freien, nicht auf das Zweckmässige tendirenden Variationen leisten? Unmöglich!

Welches ist nun der Moment, von welchem wir diese Nothwendigkeit behaupten können?. In welchem Falle kann der Uebergang kein allmählicher, kein in den verschiedenen Organen successiver gewesen sein? Es ist die Periode des Ueberganges vom Wasser- zum Land- oder richtiger zum Luftleben. Wir sind gewohnt, diesen Uebergang alljährlich bei den jungen Amphibien als etwas ganz selbstverständliches zu betrachten; doch hier finden die Veränderungen des Thieres in allen seinen Theilen wie alle anderen embryonalen Umbildungen zufolge bestimmter vererbter Bildungsgesetze statt, und die Umwandlung einer Kaulquappe in einen Frosch ist insofern nichts besonderes. Aber wie sind diese Umbildungsgesetze erworben worden? Wodurch sind diese Eigenschaften zum ersten Male entstanden, als sie, Tausende oder Millionen, alle auf einmal nöthig wurden? Vielleicht sind ihrer gar nicht so viele und vielleicht ist doch eine allmähliche Umbildung bei dieser Anpassung möglich gewesen? Gewiss! graduell ist die Anpassung eine allmähliche gewesen. Die Thiere werden zuerst einen nur kurzen Aufenthalt auf dem Lande genommen haben und bald wieder in das Wasser zurückgekehrt sein. Aber was ist nöthig, wenn ein Wasser-Thier auch nur kurze Zeit auf dem Lande leben soll?

Geben wir dem Thiere schon als durch früheres Luftschnappen erworben neben den Kiemen noch eine zur Lunge umgewandelte Schwimmblase im Voraus mit für seinen Versuch, auf das Land überzugehen, und sehen wir zu, wie dieser Versuch auf den Körper wirken wird, und was zum Gelingen desselben nöthig ist.

Sobald das Thier auf das Land aus dem Wasser herauskommt, müsste es zunächst das schrecklichste Unbehagen empfinden, denn es werden mit einem Male sein Körper und seine Glieder vielmal schwerer als vorher, da sie im Wasser blos so viel, oder subjectiver gesprochen, so wenig wogen, als sie schwerer sind als das verdrängte Wasser. Wie unan- [20] genehm ist es uns z. B. schon, wenn wir

Digitized by Google

längere Zeit im Wasser geschwommen haben und, an das Land steigend, plötzlich unsern Körper wieder selber tragen müssen. Dieser geringe Grad von Unannehmlichkeit, den wir, an das Tragen unserer Gliedmassen unser Leben lang gewöhnt, bei diesem Uebergange empfinden, ist aber gar nicht zu vergleichen mit dem Eindruck, den ein Thier haben muss, welches seine Körpertheile nie selber getragen hat.

Ferner müssen die Thiere sich sofort ganz anders bewegen, in anderen Coordinationen ihre Muskeln gebrauchen; sie können eine Menge Bewegungen, die sie im Wasser, der Schwere fast nicht unterworfen, auszuführen gewohnt waren, nicht machen, sondern müssen ganz energisch fest alle Muskeln des Körpers in bestimmter, durch die Statik vorgeschriebener Weise gebrauchen. Ferner die Knochen, welche bisher fast blos der Muskelwirkung Widerstand zu leisten hatten, müssen jetzt auf einmal nach den statischen Verhältnissen tragen, und zwar so stark, dass das Tragen des Körpers im Wasser, beim Laufen auf dem Grunde, gar nicht als Vorübung dazu in Betracht kommen kann (s. Nr. 10 S. 6). Das Gleiche gilt von den Gelenkeinrichtungen, den Knorpeln und Bändern; sie werden alle plötzlich viel stärker in Anspruch genommen, und die letzteren in neuen Hauptrichtungen.

Es wird ferner die Blutvertheilung im Körper sofort eine ganz andere: Das Blut, welches bisher der Wirkung der Schwere ganz entzogen war, wird sich jetzt in die der Erde näher befindlichen Theile des Körpers senken, indem es aus Hirn und Rückenmark heruntersinkt. Es wird eine lähmende Anämie des Centralnervensystems eintreten, oder die den Blutzufluss zu den verschiedenen Organen regulirenden Mechanismen müssen sofort nach ganz neuen Regeln das Blut vertheilen, wenn nicht totale Störung der Functionen aller Organe eintreten soll.

Es wird ferner Sauerstoffmangel eintreten, denn die Lungen sollen jetzt auf einmal den ganzen Bedarf für eine grössere Dauer allein beschaffen.

Durch das Trockenwerden der Haut, der Kiemen und der Seitenorgane werden abnorme Sensationen entstehen. Der gewohnte sichere Verkehr mit der Aussenwelt wird aufgehoben, denn die Sinnesorgane

Digitized by Google

treten ausser Function, da sie alle ganz neue, nicht durch Erfahrung verständlich gewordene Eindrücke empfangen.

Das Gehörorgan wird, an die stärkere Leitung durch das Wasser mit Uebertragung der Eindrücke durch den ganzen Schädel gewöhnt, fast gar nicht angesprochen werden. Das [**21**] Auge wird seine Function als Bild bildender Apparat verloren haben.

Ob bei diesen kaltblütigen Thieren der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung einen Nachtheil haben wird, muss dahingestellt bleiben.

Diese Uebelstände werden zum Theil mit der Dauer des Aufenthaltes auf dem Lande wachsen, und der Aufenthalt daher zunächst nur ein sehr kurzer sein; aber was das Wichtigste ist, sie werden immer alle zugleich eintreten; und, wenn das Thier trotzdem auf das Land gehen kann, so muss auch die Correction in den meisten zugleich eintreten können.

[Wenn der Uebergang vom Wasser zum Luftleben durch ein Leben im Schlamme des Ufers vermittelt wird mit einem zeitweiligen und unvollkommenem Herauskriechen an die Luft, so wird die Aenderung zwar eine etwas weniger plötzliche, weniger starke; aber immer noch müssen die vielen genannten Theile gleichzeitig sich ändern.]

Was bedeutet aber eine derartige Correction in allen Organen des Körpers mit Ausnahme derer der Ernährung und Fortpflanzung? Sie bedeutet das Vorhandensein höchst vollkommener functioneller Anpassungsmechanismen in fast allen Theilen des Körpers, welche im Stande sind, beim Uebergange des Organismus in neue Verhältnisse direct die nöthigen zweckmässigen Aenderungen hervorzubringen. Sie sind ein nöthiges Erforderniss, eine unerlässliche Vorbedingung der auch nur zeitweiligen Vertauschung des Wasserlebens mit dem Luftleben, und sie werden sich um so gebieterischer nöthig machen, je länger der Landaufenthalt dauert.

Wir kennen solche Selbstregulationsmechanismen von den höheren Thieren und schliessen daraus zurück, dass vielleicht auch die niederen hier in Betracht kommenden Thiere sie besitzen. Wir kennen unsere Fähigkeit, ganz fremde Bewegungsweisen uns anzu-

Digitized by Google

eignen und durch Uebung zu leicht ausführbaren, gewohnten zu machen, also alle die motorischen Centralorgane in Gehirn und Rückenmark entsprechend umzubilden. Wir wissen, dass die Knochen und Bänder mit der stärkeren Inanspruchnahme ihrer Function stärker werden an den betreffenden Stellen. Von der möglichen Exactheit der Regulation der Blutvertheilung überzeugen wir uns täglich, wenn wir uns am Morgen vom Lager aufrichten, ohne, bei normalem Zustand des Körpers, auch nur einen Moment Blutarmuth des Gehirnes zu bemerken. Die Athmung regulirt sich bei pathologischen Störungen gleichfalls sehr erheblich von selber, und für den Proteus ist von SCHREIBERS [1]) beobachtet worden, dass beim Leben in seichtem Wasser die Lungen grösser und gefässreicher werden, während die Kiemen sich entsprechend verkleinern.

Ueber den Grad der directen Anpassungsfähigkeit der Sinnesorgane können wir uns von den höheren Thieren [**22**] keinen Schluss auf die hier nöthigen Verhältnisse gestatten. Da indessen zu dieser Zeit noch wenig Feinde am Ufer vorhanden waren, so war vielleicht die Verminderung der Function dieser Organe zunächst von geringerem Nachtheil.

Wir schilderten bisher, wie das einzelne Thier sich an die neuen Verhältnisse anpassen muss. Aber kann diese stattgehabte individuelle Anpassung für die Weiterbildung der Thierwelt von Nutzen gewesen sein? Das heisst: Ist sie erblich? Die Sicherheit unseres Urtheils ist in diesem Verhältniss in der That nicht gross, und der Umstand, dass DARWIN, HAECKEL u. A. es annehmen, kann uns die fehlenden directen Beweise nicht ersetzen.

Wir haben hier die **Bedeutung der functionellen Anpassung** darin erkannt, dass sie mit einem Male bei der Aenderung der Lebensbedingungen in allen betroffenen Organen des Körpers „zugleich" „zweckmässige" Aenderungen hervorzubringen vermag; und diese Gleichzeitigkeit der Wirkung in Millionen Theilen muss als ihr Charakteristisches der Wirkung der Zuchtwahl gegenüber gestellt werden, welche

[1]) cit. nach: DARWIN, Variiren der Thiere etc. II. S. 340.

Digitized by Google

immer blos ganz wenige zweckmässige Eigenschaften auf einmal auszubilden vermag.

Die Resultate der Züchter, welche man dagegen anzuführen geneigt sein wird, beweisen gegen diesen Satz nichts; und zwar deshalb nicht, weil die Züchter nie blos mit der Zuchtwahl züchten, sondern immer zugleich mit Hilfe der functionellen Anpassung, welcher dabei stets der Löwenantheil zufällt.

Der Züchter wählt im Grunde blos ein oder wenige primäre neue Charaktere aus; und von diesen als Ursache entstehen secundär durch functionelle Anpassung tausend zweckmässige zugehörige Einzelcharaktere, welche, ursprünglich blos in Abhängigkeit von den Ersteren, mit der längeren Dauer selbständig erblich werden. Wenn es möglich wäre, einmal neue Formen zu züchten ohne Mitwirkung der functionellen Anpassung, so würde man höchlichst überrascht sein über die gar nicht lebensfähigen Missgeburten, denn es würde die zum Leben nöthige innere **Harmonie der Theile** fehlen, welche nur durch die functionelle Anpassung hergestellt werden kann.

Nehmen wir aber, wieder zu unserem Beispiele zurückkehrend, zunächst an, die Wirkung der functionellen Anpassung sei nicht erblich. In diesem Falle wird jede Generation, welche den Versuch macht, am Ufer ausserhalb des Wassers Nahrung oder Schutz vor Feinden zu suchen, von [**23**] dem gleichen Stadium anfangen müssen und daher in der Anpassung an das Landleben auch nie eine gewisse Stufe der Vollkommenheit überschreiten können, denn die Uebung hat für das Individuum ihre bestimmten Grenzen. Es werden aber im Laufe der Generationen allmählich zufällig angeborene günstige Variationen vorkommen und vielleicht ihren Trägern einen Vortheil verschaffen. Dabei ist indessen zu berücksichtigen, dass dieser nur sehr gering sein kann, da die günstigeren Eigenschaften blos in einigen Theilen bestehen, während doch die gleichzeitige entsprechende Aenderung aller nöthig ist; ja es ist möglich, dass er aus diesem Grunde vielleicht gar nicht zur Geltung kommt. Nehmen wir aber an, er komme zur Geltung; so würde dieses Thier in der Anpassung etwas weiter schreiten und, indem sich dieses

Digitized by Google

wiederholt, könnte allmählich durch Variation und Auslese vollkommene Anpassung stattfinden, und die functionelle Anpassung hätte dabei blos die Rolle gespielt, die Uebergangszeit zu ermöglichen.

Sehen wir nun aber zu, wie die zufällig angeborenen und daher erblichen Eigenschaften, welche durch natürliche Zuchtwahl gehäuft worden wären, eigentlich beschaffen sein müssten, so finden wir, dass sie auf allen Stufen des Ueberganges immer genau das darstellen müssten, was die functionelle Anpassung bereits schon gebildet hat, was aber in Folge der ihrer Wirkung mangelnden Erblichkeit nicht auf die Nachkommen übertragbar gewesen wäre. Also alle diese Millionen Veränderungen, welche das Individuum durch functionelle Anpassung in einer gewissen Stärke gleich auf einmal erwirbt, müssten nach und nach auf dem unendlich weiten Umwege der beliebigen Variation und der Auslese von Neuem erworben und fixirt worden sein. Und dies müsste nicht blos für jeden Theil einmal stattgefunden, sondern für jeden Theil Stufe für Stufe bis zum Grade der vollkommenen Anpassung sich wiederholt haben. Dass wir aber nicht zu viel gesagt haben, als wir von Millionen Einzeleigenschaften redeten, geht daraus hervor, dass die Structurtheile fast aller Organe des Körpers mehr oder weniger umgeändert werden müssen; wir hätten daher wohl richtiger von Milliarden reden können.

Die Ableugnung der Erblichkeit der Wirkung der functionellen Anpassung führt also zu ganz absurden Consequenzen[1]). Wenn wir die Erblichkeit aber für den vorliegenden Fall nothgedrungen [?] zugeben, so ist keine Veranlassung mehr, sie für die Entstehung der anderen in das Bereich ihrer Wirksamkeit fallenden ererbten Bildungen zu verwerfen.

Ausserdem giebt es aber eine Gruppe von sehr feinen, zweckmässigen Gestaltungen, welche gar nicht durch [**24**] Zuchtwahl hätten entstehen können, welche principiell nicht von ihr

[1]) Gleichwohl darf nicht verkannt werden, dass diese Beweisführung nur eine indirecte, also nicht zwingende ist, obschon die andere Entstehungsweise Millionenmal complicirter sein muss (s. Nr. 4 S. 59 Anm. und II. S. 64).]

Digitized by Google

abgeleitet werden können, weil hier in der That erst wenigstens Hunderte, wohl aber Tausende entsprechender Einzelzweckmässigkeiten hätten durch Zufall entstehen müssen, ehe im Kampf um's Dasein nur der geringste zur Geltung kommende Nutzen hätte hervorgehen können. Es ist die den statischen Drucklinien entsprechende Structur der spongiösen Knochensubstanz, welche den Knochen befähigt, mit dem Minimum an Substanz den gewohnten Widerstand zu leisten. Wird nun Jemand behaupten mögen, dass einmal die Ersparniss von sechs Knochenbälkchen im Kampfe um's Dasein entscheidend gewesen wäre und so sich vererbt hätte? Oder möchte Jemand meinen, dass mehr als sechs, dass vielleicht hundert, also etwa der tausendste Theil der vorhandenen zweckmässig gestellten Knochenbälkchen hätten durch Zufall entstehen können? Und wie soll sich dies summiren, da es bei jeder Species und Subspecies schon im Feinen wieder andere Verhältnisse sind? Als einmal die Fähigkeit, diese zweckmässigen, sparenden Einrichtungen direct hervorzubringen, entstanden war, ist sie gewiss sehr energisch durch Auslese erhalten worden. Aber wie ist sie entstanden?

Wir haben wiederum eine Gestaltung der functionellen Anpassung vor uns, welche denn auch in ganz neuen pathologischen Verhältnissen, z. B. bei schief geheilten Fracturen direct die der neuen Druckvertheilung entsprechenden Spongiosalinien hervorbringt, wenn das Individuum längere Zeit die Beschädigung überlebt und das gebrochene Glied gebraucht.

Es liessen sich noch andere, aus dem gleichen Grunde nicht von der Auslese ableitbare, zweckmässige innere Umgestaltungen blos mechanisch als Ganzes wirkender Theile [deren wunderbar feine, der Function angepasste Structur daher blos eine sehr geringe Materialersparniss darstellt], hier erwähnen, wie sie uns die vergleichende Anatomie lehrt; dies würde indess zu weit führen und das obige Beispiel ist so beweisend, dass keine weitere Stütze nöthig ist.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich also, dass „functionelle Anpassung" nicht blos wirklich stattfindet, und

Digitized by Google

dass ihre Bildungen nach mehreren Generationen erblich werden müssen, sondern auch, dass sie im Gegensatze zur Selection, welche blos die neuen Charaktere züchtet, die ganze innere harmonische Ausgestaltung des Organismus in Millionen zu einander und zu den neuen Charakteren passenden zweckmässigen Einrichtungen schafft.

Auf welche Weise vollbringt nun die functionelle Anpassung diese zweckmässigen Gestaltungen, welches sind die Principien, nach denen sie dabei thätig ist?

[**25**] Als die Ursache hat man, wie schon oben citirt, die die Functionen mancher Organe begleitende Vergrösserung der Blutzufuhr, die functionelle Hyperämie angegeben. Was davon zu halten ist, wird sich sogleich aus der genaueren Untersuchung der Leistungen der functionellen Anpassung ergeben.

Fassen wir zunächst einen hypertrophirenden Muskel in's Auge, so sehen wir, dass er immer dicker wird, eventuell bis mehr als auf das Doppelte seiner ursprünglichen Dicke. Aber er wird dabei nicht länger, oder wenigstens nur so minimal, dass es noch keinem Untersucher aufgefallen ist. Es giebt sogar Gründe, anzunehmen, dass er eher kürzer wird. Der Muskel hat sich also blos in den zwei Dimensionen des Querschnittes vergrössert, und das Gleiche sehen wir an der zugehörigen Sehne. Die Untersuchung der accessorischen Gelenkbänder ergiebt gleichfalls blos eine Hypertrophie in der Dicke, nicht in der Länge.

Die Knochen, welche bei der Hyperfunction gleichfalls dicker werden, können hier für unsere Zwecke nicht herangezogen werden, da sie nach der Verknöcherung der intermediären Epiphysenknorpel aus mechanischen Gründen nicht mehr in die Länge wachsen können, so dass schon dadurch das weitere Wachsthum auf die zwei allein übrigen Dimensionen beschränkt ist. Für die complicirteren Wachsthumsvorgänge im jugendlichen Knochen aber fehlt es uns noch zu sehr an Einsicht in die causalen Verhältnisse.

Die Milz vergrössert sich bei der Hyperfunction, sowie auch die Lymphdrüsen, nach allen drei Dimensionen gleichmässig, d. h. proportional der Grösse der verschiedenen Durchmesser, soweit es der

Digitized by Google

Raum gestattet. Das Gleiche gilt von der Leber, den Hoden und der Niere; für letztere aber ist zu erwähnen, dass die Hypertrophie das ganze Organ nicht gleichmässig betrifft, sondern dass die Rindensubstanz und in dieser wieder besondere Theile am meisten, in stärkerem Maasse an Volumen zunehmen, als die Marksubstanz.

Beobachten wir lockeres Bindegewebe, z. B. an der Streckseite der Kniegelenkkapsel, so wird es bei der Hyperfunction, die in Dehnung besteht, immer länger; es hypertrophirt blos in der einen Dimension der Länge, wird aber nicht dicker. Das ist bei allem durch länger anhaltenden Zug gedehnten Bindegewebe der Fall, im Gegensatz zur Wirkung des vorübergehend spannenden Zuges bei den Sehnen und Bändern (s. Nr. 18 S. 499 u. f.).

Oder nehmen wir ein anderes Beispiel, die Epidermis.

Bei wiederholtem starken Druck wird sie dicker, d. h. sie vergrössert sich blos in der einen Dimension, in welcher der Druck wirkt. Warum wächst sie nicht auch nach den [**26**] beiden Dimensionen der Fläche und bildet Falten wie die Magenschleimhaut vieler Thiere? Das unterliegende Bindegewebe würde schon mit den Blutgefässen nachwachsen, wie im Magen. Im letzteren ist das drei-dimensionale Wachsthum der Schleimhaut durch die Drüsen bedingt, welche bei der Hyperfunction sich nach allen drei Dimensionen vergrössern; als bei schlauchförmigen Drüsen ist es hier zwar hauptsächlich nur in der Richtung der Länge, aber erstens werden die Zellen dicker und es findet auch Bildung seitlicher Drüsenschläuche statt, so dass die beiden anderen Dimensionen auch in Anspruch genommen werden und schliesslich in der Ebene nicht mehr ausreichen, wodurch es zur Faltung kommt. Bei der Epidermis ist zu all dem keine functionelle Veranlassung, sie wächst daher blos in der einen Dimension.

Die Zapfen der Netzhaut sind bekanntlich in der Fovea centralis, der Stelle des deutlichsten und am meisten gebrauchten Sehens, am längsten, und zugleich auch dünner als in den weniger gebrauchten Randpartien des Auges. Dass die Stäbchen aber die stärkere Function mit ihrer Länge zu leisten haben, wird wohl kein Physiologe bestreiten.

Was ist nun die Ursache dieses ungleichen Wachsthums der verschiedenen Organe bei der functionellen Hypertrophie?

Digitized by Google

Warum wachsen die Drüsen nach allen drei, die Muskeln, Sehnen und Bänder blos nach zwei, das lockere Bindegewebe, die Epidermis, die Stäbchen der Netzhaut blos nach einer Dimension? Ich glaube die Ursachen dieser Ungleichheit in dem morphologischen Grundgesetz der functionellen Anpassung zusammenfassen zu können:

Die stärkere Function vergrössert das Organ blos in denjenigen Dimensionen, welche die stärkere Function leisten.

Vielleicht ist von diesem Umstande auch die verschiedene Dicke der Nervenfasern, resp. der Achsencylinder abhängig, welche wir auf jedem Querschnitt eines Rückenmarkes oder Nerven wahrnehmen.

Die functionelle Hypertrophie bringt also nicht immer „Aehnlichkeitswachsthum", d. h. Vergrösserung nach allen Durchmessern proportional ihrer Grösse hervor, sondern sie bildet durch die eventuelle Beschränkung der Vergrösserung auf eine oder zwei Dimensionen morphologisch neue Charaktere. Dieselben entstehen durch sie ausserdem auch noch in Folge der ungleichmässigen Vergrösserung der verschiedenen Organe bei gleicher Verstärkung der Function, am meisten [27] aber durch die ungleiche Vertheilung der Hyperfunction auf die verschiedenen Organe des Körpers, sowohl eines und desselben als auch der verschiedenen Organsysteme.

Nach der Aufstellung obigen Gesetzes wird man die functionelle Anpassung nun auch nicht mehr als eine Folge der functionellen Hyperaemie auffassen können; und noch weniger wird dies möglich sein, wenn man die physiologische Wirkungsweise derselben in's Auge fasst, wie wir jetzt thun wollen.

Oben wurde schon die gute, wenn auch blos schätzungsweise richtige Beobachtung Haeckel's citirt, dass bei der Verdoppelung der Grösse des Querschnittes eines Muskels durch Uebung die Kraft um das Mehrfache zugenommen hat, dass der Muskel also zugleich seine Qualität geändert hat, specifisch leistungsfähiger geworden ist. L. Hermann[1]) sagt darüber: „Ferner vergrössert Uebung nicht blos

[1]) Handbuch der Physiologie, Bd. I.

Digitized by Google

den Umfang, sondern auch die specifische Kraft des Muskels, wie die Unterschiede zwischen rechtem und linkem Arm zeigen, welche Henke und Knorz nachgewiesen haben.

Für die Nerven lehrt uns die alltägliche Erfahrung ein Gleiches; denn jeder hat wohl die Beobachtung gemacht, wie vielmal leichter schwer erlernte Muskelbewegungen mit der Zeit ausführbar werden, so dass beim Claviervirtuosen die Resultate jahrelanger aufmerksamster Uebungen dann fast ganz von selber sich abspielen, während die Aufmerksamkeit durch etwas anderes gefesselt ist.

Was würden wir im Leben leisten können, ohne diese Fähigkeit?

Auch für die Drüsen scheint dasselbe wahrscheinlich, so dass wir für die genannten Organe, aber noch hypothetisch, das physiologische Gesetz der functionellen Anpassung aufstellen können:

Die stärkere Function ändert die qualitative Beschaffenheit der Organe, indem sie die specifische Leistungsfähigkeit derselben erhöht.

Ob dieses Gesetz auch für die Sinnesorgane (wie es der Fall zu sein scheint, wenn die bezügliche Uebung hier nicht blos eine centrale im Gehirn ist) und für die blos passiv fungirenden Organe, wie Knochen, Knorpel und Bänder Giltigkeit hat, muss erst durch besondere Untersuchungen festgestellt werden.

Die gleichen Gesetze lassen sich auch für die entgegen- [28] gesetzte Richtung der functionellen Anpassung, für verringerte Function unter entsprechender Abänderung aufstellen.

Ueber die Entstehungsursache der functionellen Anpassung, sowie über die Ursache ihrer durch diese beiden Gesetze bezeichneten Wirkungsweise habe ich eingehende theoretische Untersuchungen angestellt, welche ich demnächst in einer besonderen Schrift ausführlich darlegen werde [s. Nr. 4].

Nachdem wir im Vorstehenden die Stellung der beiden Hauptprincipien der Selection und der functionellen Anpassung zu einander und ihre relative Wirkungsgrösse erörtert haben, wollen wir kurz noch die Leistungsfähigkeit der beiden anderen Principien für

Digitized by Google

die „directe" Gestaltung des Zweckmässigen erörtern, da sie bisher noch nicht auf diese eventuelle Eigenschaft hin untersucht worden sind.

Bezüglich der **Wirkung der äusseren Umstände** enthält indessen das oben ausgelesene Beispiel DARWIN's, dass das Klima einen directen Einfluss auf die Behaarung auszuüben scheine, schon die Möglichkeit der direct zweckmässigen Wirkung äusserer Umstände. Und zwar ist es ein typisches Beispiel dieser Wirkungsmöglichkeit. Die Kälte kann zwar sehr verschieden auf den Organismus wirken. Wenn aber unter allen unendlichen Möglichkeiten der Variation der Hautzusammensetzung eine entstand, welche auf Einwirkung der Kälte mit Bildung einer dagegen schützenden Abänderung reagirt, so musste diese natürlich sofort durch die Auslese als sehr nützlich erhalten werden und in kalten Gegenden zur Herrschaft dieser Species führen. Dies ist die Auffassung DARWINS von der Sache, und wir werden sie gewiss theilen.

Was wir hinzufügen, ist blos der Hinweis darauf, dass eine solche Reactionsweise, wenn sie einmal entstanden und gezüchtet ist, immer annäherungsweise das den jeweiligen Verhältnissen entsprechende Maass der Bildung „direct" hervorzubringen vermag. Da hier die ursprüngliche Entstehungsursache der schützenden Reaction fortdauernd wirksam ist, und da innerhalb gewisser Grenzen die Intensität der Reaction mit der Intensität der Ursache, mehr oder weniger proportional, wachsen wird, so muss mit der Verstärkung der Ursache auch eine Verstärkung der schützenden Reaction von selber sich herstellen. Derselbe Nutzen wird bei uns durch dasselbe Princip aber auf andere Weise annähernd dadurch erreicht, dass die Kälte die Gefässe verengert und so durch Verminderung der Circulation in den der Abkühlung ausgesetzten Theilen den Wärmeverlust vermindert.

Es ist also ein Mechanismus der quantitativen Selbst-
[**29**] regulation gegeben, wenn, wie hier, die Auslösungsursache einer Reaction damit zugleich die Ursache des Schutzes des Individuums gegen dieselbe ist.

Eine ähnliche Selbstregulationsfähigkeit kann aber auch entstehen, wenn von den drei Momenten: Ursache eines Schutzbedürf-

Digitized by Google

nisses, Entstehungsursache der dagegen schützenden Reaction, schützendes Product der Reaction, nicht wie hier die beiden ersten identisch sind, sondern wenn dem Schutzbedürfniss durch eine Identität der beiden letzten genügt wird, wie z. B. bei der sympathischen Färbung vieler Fische und Amphibien, welche immer annähernd die Farbe ihrer jeweiligen Umgebung anzunehmen im Stande sind, und dadurch den Feinden weniger leicht oder nicht bemerkbar werden. Auf welchem Wege nun diese Reaction des Organismus, dass durch das farbige Licht der Umgebung die Haut des Thieres die entsprechende Farbe erhält, sich vollzieht, ob durch Vermittelung der Augen oder ohne dieselbe, ist für unsere allgemeine Betrachtung ohne Bedeutung. Bei den meisten Färbungen der Thiere besteht indessen keine derartige Identität der Bedingungen, und die Färbung ist dabei eine einmalige angeborene und keiner Regulation fähige.

Wir finden also in den Reactionen des Körpers auf äussere Einwirkungen wiederum wie bei den functionellen Anpassungen des Körpers Verhältnisse vor, welche direct quantitativ und zum Theil auch qualitativ das Zweckmässige, neuen Umständen Entsprechende hervorzubringen vermögen, und die Zahl solcher Beispiele liesse sich noch bedeutend vermehren; wir erinnern nur an die Vertauschung des braunen Sommerkleides mit einem weissen im Winter bei den arctischen Thieren, an die Verengerung der Pupille mit der Stärke des Lichteinfalles in das Auge.

Gehen wir nun zum letzten Hilfsprincip, zur **correlativen Variabilität** über, so hat Darwin angegeben, dass sie oft Unnützes, gelegentlich auch geradezu Unzweckmässiges hervorbringt. Aber sie lässt auch nützliche Einrichtungen entstehen, wie das Geweih der Hirsche, die schönen Federn des Hahnes, u. dgl., welche bei der geschlechtlichen Zuchtwahl vom grössten Nutzen sind. Aber wir wissen gar nicht, ob sie nicht blos durch successive Züchtung zu ihrem jetzigen gemeinsamen Auftreten gekommen sind (s. II S. 62); und jedenfalls können sie für unsere Zwecke nur dann von Bedeutung sein, wenn sie fähig sind, in geänderten neuen Verhältnissen quantitativ oder qualitativ Zweckmässiges hervorzubringen; also wenn z. B. mit der sexuellen Kraft eines Hirsches auch sein Geweih entsprechend sich

Digitized by Google

verstärkte, so dass er auch häufiger Sieger zu bleiben [30] und seine sexuelle Fähigkeit häufiger zu verwerthen Gelegenheit erhielte. Indessen über ein solches Verhalten fehlt es an sicheren Beobachtungen.

Aber es lassen sich andere, unseren Bedürfnissen mehr entsprechende Beispiele anführen. DARWIN selber giebt[1]) an, dass bei den Botentauben mit dem Längerwerden des Schnabels auch die Zunge länger geworden ist, dass beim Grösserwerden der Füsse der Vögel auch die Zahl der Schilder auf denselben sich vermehrt hat.

Ueberhaupt bringt die correlative Variabilität beim Wechsel der „Grösse" eines Organes oft Zweckmässiges direct hervor, indem zugleich auch Nachbarorgane sich entsprechend in der Grösse verändern. Mit der Vergrösserung der Knochen einer Extremität ist so in der Regel verbunden eine entsprechende Vergrösserung der Muskeln, Sehnen, Fascien und der Haut nebst den zugehörigen Blutgefässen und Nerven.

Ebenso ist hierher zu rechnen die gleichmässige Zunahme aller Gewebe eines Organes, welche in den, nicht durch pathologische Einwirkung bedingten angeborenen Fällen von Hypertrophie immer vorhanden zu sein pflegt, obgleich in Folge der ganz verschiedenen Natur der Gewebe sehr leicht blos eines zur stärkeren Vermehrung angeregt werden könnte.

Weiterhin kann durch die hierher gehörige Gleichheit der Abänderung homologer Theile der Weg der Auslese bedeutend abgekürzt werden, indem neue Einrichtungen gleich in vielen Theilen auf einmal auftreten und daher ihr Nutzen oder Nachtheil gleich ein sehr merklicher wird, so dass die Auslese viel rascher stattfindet. So tritt z. B. eine Vergrösserung aller Zähne, oder aller Knochen der Hand auf einmal auf, oder das Einwachsen der Luftsäcke der Vögel findet in alle Knochen von genügender Grösse auf einmal statt. Im letzteren Falle bildet sich zugleich auch noch eine quantitative Selbstregulation aus, indem mit der Vergrösserung des Thieres die Luftsäcke gleich in die damit genügend vergrösserten, früher zu kleinen Knochen einwachsen.

[1]) Variiren der Thiere etc. II. S. 366.

Digitized by Google

Zumeist ist freilich der directe Nutzen der correlativen Variabilität sehr gering oder gar nicht erkennbar; wir wollten indess darauf aufmerksam machen, dass trotzdem in einigen Fällen Selbstregulation, in anderen Abkürzung der Auslese dabei vorkommt.

[**31**] Im Vorstehenden glaube ich gezeigt zu haben, dass der „functionellen Anpassung", deren beide Wirkungsgesetze entwickelt wurden, eine viel grössere Wirksamkeit neben der Selection, als bisher geschehen, zuerkannt werden muss, indem letztere sehr langsam wirkt und blos die neuen Charaktere züchtet, während Erstere immer sofort gleich den ganzen Organismus diesen Charakteren entsprechend zweckmässig umgestaltet.

Ausserdem ergab es sich, dass auch die äusseren Bedingungen und die correlative Variabilität, wenn auch nur innerhalb sehr enger Grenzen, im Stande sind, „direct" Zweckmässiges hervorzubringen.

Ueber die Ursachen dieser drei das Zweckmässige auf einem viel näheren Wege als dem der Auslese gestaltenden Principien enthielten wir uns des Urtheils, es auf eine demnächst erscheinende ausführlichere Abhandlung versparend [s. Nr. 4].

Digitized by Google

Thesen

zur Habilitation als Privatdocent an der Universität Breslau. Vertheidigt am 31. Juli 1880.

1. Die Leber hat und braucht keine selbstständige äussere Gestalt.
2. Die acinöse Gliederung der Leber ist in ihrer Anordnung und Gestaltung durch die Blutgefässe bedingt (s. S. 2).
3. Die Leber der Säugethiere durchläuft in ihrer embryonalen Entwickelung ein Stadium, in welchem sie in allen wesentlichen gestaltlichen Eigenschaften der des Ammocoetes gleicht.
4. Die Venen verlaufen im Allgemeinen an den Stellen geringsten Druckes.
5. Die Gestalt und Richtung des Lumens der Blutgefässe an den Verästelungsstellen wird durch die Wirkung der haemodynamischen Kräfte bestimmt.

Die Antrittsvorlesung behandelte das Thema:

Die „gestaltenden Reactionen" des thierischen Organismus.

Der Inhalt derselben ist grösstentheils in die Kapitel I, III und IV der Schrift Nr. 4: „Der Kampf der Theile im Organismus" aufgenommen worden.

Digitized by Google

Nr. 4.

Der

ZÜCHTENDE KAMPF DER THEILE

oder die

„Theilauslese“ im Organismus.*)

Zugleich eine

Theorie der „functionellen Anpassung“.

Ein Beitrag zur Vervollständigung der Lehre von der mechanischen Entstehung des sogenannten „Zweckmässigen“.

Von

Dr. Wilhelm Roux,
Privatdocent an der Universität und Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

Πόλεμος πατὴρ πάντων.
Heraklit.

Leipzig.
Verlag von Wilhelm Engelmann.
1881.

*) Der ursprüngliche Titel lautete blos: „Der Kampf der Theile im Organismus“.

Digitized by Google

Digitized by Google

Vorwort.

Bereits von vielen Autoren ist mehr oder minder erkannt worden, dass die neue Lehre von der Entwickelung des Organismenreiches in der Weise, wie sie von ihren Begründern geschaffen worden ist, trotz eminenter Leistungen nicht ganz ausreichend zur Ableitung aller Einrichtungen der Organismen sei; und je nach der feindlichen oder freundlichen Stellung dieser Autoren zur ganzen Lehre sind die Mängel bald unter Verkennung aller Leistungen in der übertriebensten Weise hervorgehoben, bald ruhig urtheilend abzuwägen versucht, bald kaum leise anzudeuten gewagt worden. Trotz dieser vielseitigen Kritik aber und der fleissigen Arbeit zur Ergänzung des Fehlenden scheint noch viel zu vervollständigen und noch mancher Mangel neu aufzuweisen.

Wenn ich mich nun im Folgenden bestrebe, die Unvollständigkeit nach einer der am wenigsten beachteten Richtungen hin, nach der Richtung der Entstehung der feineren inneren Zweckmässigkeiten der thierischen Organisation hervorzuheben und einen darauf hinzielenden Ergänzungsversuch vorlege, so geschieht es nicht in der Absicht, das Werk jener grossen Männer zu verkleinern, was übrigens auch nicht möglich sein würde, sondern es geschieht, um in dieser einen Richtung das Werk derselben nach dem Maasse meiner Kräfte abzurunden und zu festigen.

Wenn dabei das Wesentliche des von dem eingeführten Principe zu Leistenden gegenüber dem bereits Bekannten möglichst betont wurde, so geschah auch dieses nicht, um etwa den Autor auf Kosten des Verdienstes Jener vergrössern zu wollen, sondern um das Einzu-

Digitized by Google

führende durch Hervorhebung seiner Eigenart möglichst klar zu stellen. Sobald aber einmal das jetzt Neue anerkannt und recipirt sein wird, dann wird es auch von selber, seiner Bedeutung entsprechend, als bescheidener Theil des Ganzen, aus welchem es entsprungen ist und von welchem es getragen, ihm tragen helfen will, aufgefasst und ihm eingefügt werden.

Zunächst aber ist das hiermit dem Publicum Vorgelegte blos eine Skizze des behandelten Themas; die thatsächliche Begründung des deductiv Entwickelten mag im Einzelnen manchmal etwas hypothetisch erscheinen und auch sein, wie das bei der Begründung eines neuen Gedankens auf zum grossen Theile altes, von früheren Principien aus erworbenes Beobachtungsmaterial nicht wohl anders sein kann. Trotzdem aber gebe ich mich der Hoffnung hin, dass die angeführten neueren Beobachtungen, welche das Fundament bilden, die Folgerungen zu stützen vermögen, und dass der Gedanke der „trophischen Wirkung der functionellen Reize“ und das aus ihm folgernde „Princip der directen functionellen Selbstgestaltung des sogenannten Zweckmässigen“ Anerkennung finden werden; sei es nun, dass ihnen diese Anerkennung schon jetzt zu Theil wird oder erst, nachdem durch die Arbeit der nächsten Jahre weitere Stützen gewonnen sein werden. Um das Neue mit den gegenwärtigen Anschauungen leichter zu verknüpfen, wurde nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass ganz ähnliche Principien trophischer Reizwirkung in den Lehren von den trophischen Nerven, von der Entstehung der Geschwülste und von der Sinneswahrnehmung nach E. Hering sich bereits einer mehr oder minder berechtigten Anerkennung erfreuen, wenngleich ich mich weder bei der Concipirung noch bei der vorliegenden Abfassung auf diese Gründe selber gestützt habe.

Die geringe Schätzung, welche theoretische Ableitungen gegenwärtig in manchen Kreisen finden, und welche tief unter der Schätzung der geringsten objectiven Beschreibung steht, war Veranlassung, sowohl meinerseits nicht zu viel Zeit auf die Ausführung und Darstellung dieses ersten Entwurfes zu verwenden, als auch die Zeit der Leser nicht zu sehr durch Ausführlichkeit in Anspruch zu nehmen. Doch glaube ich, dass dadurch die Verständlichkeit und Bestimmtheit

Digitized by Google

des Ganzen keine wesentliche Beeinträchtigung erfahren hat, und dass man aus dem angegebenen Grunde gern auch über den Mangel, resp. die Kürze historischer Darstellung hinwegsehen und zufrieden sein wird, Literaturangaben allein da vorzufinden, wo sie direct Bürgschaft zu leisten haben.

So empfehle ich denn die Arbeit der wissenschaftlichen Beachtung und Kritik.

Breslau, October 1880.

W. Roux.

Vorwort zum zweiten Abdrucke.

Es scheint angemessen, diesem zweiten Abdrucke der Schrift über den Kampf der Theile im Organismus einige einleitende Worte voranzusenden und einen kurzen Ueberblick über die Beurtheilung, welche dieselbe erfahren hat, sowie über die Wirkung derselben beizufügen.

Da diese Schrift eine theoretische Jugendschrift darstellt, die verfasst wurde, als der Autor erst vor Kurzem aus der naturwissenschaftlichen Jenenser Schule des ersten Quinquienniums der siebenziger Jahre, also aus dem Unterrichte Haeckels, Gegenbaurs und Preyer's hervorgegangen war, so ist es natürlich, dass die Lehren dieser Forscher die Grundlage des Inhaltes bilden. Ich muss gestehen, dass letzteres in solchem Maasse der Fall war, dass ich diese Schrift grösstentheils unbewusst verfasst habe; denn meist habe ich beim Absetzen des stenographirenden Stiftes nicht gewusst, was er eben geschrieben hatte.

Mein Gehirn arbeitete somit wie eine Maschine, die auf eine bestimmte Leistung eingestellt ist: von selber vollzogen sich die Folgerungen und Resultanten aus früher aufgenommenen Grundgedanken. Aus diesem Verhältniss folgt weiterhin, dass die aufgenommenen Grundgedanken selber als feststehend von kritischer Prüfung verschont blieben. Diese Kritik ist erst später nachgefolgt, und war theils eine selbstständige, theils eine durch andere Autoren angeregte.

Digitized by Google

So haben sich denn meine Ansichten in manchen fundamentalen Fragen wesentlich geändert, so z. B. in Bezug auf die von Haeckel vertretene Lehre von der Homogenität oder Structurlosigkeit des Protoplasma, auf die damals als unzweifelhaft angenommene Stichhaltigkeit des Beweismateriales für die „Vererbung vom Individuum erworbener Eigenschaften" u. a. Freilich kann letztere Frage auch heute noch nicht als ganz sicher im negativen Sinne entschieden betrachtet werden; und diese Ungewissheit macht sich bei allen causalen phylogenetischen Ableitungen in störendster Weise bemerkbar.

Da ich glaubte, an dem Originaltexte keine wesentlichen, die Priorität der Gedanken verschiebenden Aenderungen vornehmen zu dürfen, so habe ich mich auch hier darauf beschränkt, meine gegenwärtigen Ansichten in eckigen Klammern dem Texte ein- oder in Form von Anmerkungen anzufügen. Auch wurden in dieser Kennzeichnung neue Beweismaterialien eingetragen und inzwischen erhobene Einwendungen besprochen resp. widerlegt.

Bezüglich der Darstellung bin ich mehrfach von befreundeter Seite, besonders Herrn Professor G. Born in Breslau, darauf aufmerksam gemacht worden, dass dieselbe oft schwer verständlich ist, theils aus formalen Mängeln, theils weil von einer ganzen Schlussreihe oft blos die Anfangs- und Endglieder erwähnt sind. Diese Vorwürfe fand ich bei der erneuten Durchsicht nur zu berechtigt; und ich konnte mich daher nicht entschliessen, den zweiten Abdruck mit denselben Mängeln ausgehen zu lassen. Dieselben wurden daher möglichst beseitigt; auch sonst wurde die Diction vielfach verbessert und mehr präcisirt.

Ich hoffe, dass durch diese Verbesserungen die früher schwer verständliche Schrift, jetzt leicht lesbar geworden ist, und dass ihr diese Verbesserung in Verbindung mit der Erhebung ihres Inhaltes auf den gegenwärtigen Standpunkt meiner Ansichten neue Leser und vielleicht auch erneute Lecture früherer Leser gewinnen möge.

Werfen wir nun einen Blick auf die Aufnahme, welche diese Schrift bisher in der wissenschaftlichen Literatur gefunden hat.

Digitized by Google

Charles Darwin[1]) bezeichnet dieselbe in einem Briefe an G. J. Romanes vom Jahre 1881 als „das bedeutungsvollste Buch über Entwickelung, welches seit einiger Zeit erschienen ist". Er fügt bei: „Dr. Roux macht, denke ich ein riesiges Versehen damit, dass er niemals Pflanzen in Betracht zieht; dieselben würden ihm sein Problem vereinfachen"[2]).

Schliesslich ersucht Darwin den Adressaten ein Referat in der „Nature" über das Buch zu schreiben.

Romanes ist dieser Aufforderung wohl, jedoch nur in sehr unvollkommener Weise nachgekommen[3]); denn er lieferte blos ein allgemein gehaltenes Referat von dem Ziele des Buches und betont dabei besonders, dass Herbert Spencer gleichfalls Analogien zwischen physiologischem und socialem Organismus gezogen habe, welche den Kampf um die Existenz einschliessen, und dass derselbe Autor auch viel über das von mir als „functionelle Anpassung", von Spencer als „direct equilibration" bezeichnete Vermögen publicirt habe.

Würde Romanes etwas in's Detail gegangen sein, so würde er zu berichten gehabt haben, dass das Specifische meines Buches darin besteht, dass ich die von Herbert Spencer acceptirte und lange vor ihm schon in Deutschland allgemein verbreitete Erklärung der functionellen Anpassung durch die functionelle Hyperämie als unrichtig nachweise (s. Nr. 4 S. 137 u. f.), und dass ich danach auf Grund des Kampfes der gleichwerthigen Theile im Organismus und der in ihm gezüchteten Gewebseigenschaften eine neue Erklärung gebe, welche auch für die damals erst jüngst erkannten feinsten directen Anpassungen ausreicht (weiteres siehe unten Nr. 4 S. 72).

Dieser Umstand, dass Herr G. J. Romanes das Wesentliche

---

[1]) Leben und Briefe von Charles Darwin, herausgegeben von Francis Darwin, deutsch von J. V. Carus 1887, Bd. III, S. 285.

[2]) Dieser Vorwurf ist gewiss sehr berechtigt. Es wäre zu wünschen, dass von competenter Seite die Lücke ergänzt würde. Des Pflanzenphysiologen C. v. Naegeli's grosses Werk, „Mechan.-physiologische Theorie der Abstammungslehre (München 1884), kann als eine solche Ergänzung nicht betrachtet werden; dieser Autor kennt weder meine Schrift, noch verwendet er selbstständig den Kampf der Theile. Das Gleiche gilt von dem zur Hälfte von Pflanzen handelnden Buche Gust. Tornier's „Der Kampf mit der Nahrung" Berlin 1884.

[3]) Nature, Journ. of science, 1881. Bd. 24. S. 505.

Digitized by Google

meines Buches ganz unerwähnt lässt und vor allem die Uebereinstimmung des Endzieles desselben mit demjenigen einiger Schriften HERBERT SPENCER's betont, ist wohl die Veranlassung, dass das Buch in England so gut wie unbekannt geblieben ist[1]), so dass SPENCER und WALLACE dasselbe nicht zu kennen scheinen. SPENCER und ROMANES citiren dasselbe, so viel mir bekannt, nirgends, und WALLACE[2]) gedenkt desselben selbst in seiner Darstellung der Descendenzlehre nur bei einer speciellen Gelegenheit und blos nach einem gelegentlichen Citate WEISMANN's.

Mehr Verbreitung und Anerkennung fand das Buch in Deutschland.

ERNST HAECKEL sagt in seinem berühmten Werke: „Die natürliche Schöpfungsgeschichte"[3]):

„In unmittelbarem Anschlusse an die Erscheinungen der gehäuften oder cumulativen Anpassung und theilweise unter demselben Begriffe, stehen die wichtigen Veränderungen der Organisation, welche neuerdings als „functionelle Anpassungen" von WILHELM ROUX sehr eingehend und klar erläutert worden sind. Seine Schrift über „den Kampf der Theile im Organismus" (1881) ist eines der wichtigsten neueren Erzeugnisse der umfangreichen darwinistischen Literatur."

Weiterhin sagt HAECKEL (Bd. I, S. 253) nach Besprechung des Kampfes um's Dasein unter den Individuen:

„Nicht weniger wichtig aber, ja im Grunde von noch viel höherer und allgemeinerer Bedeutung ist der Kampf um's Dasein, welcher überall und jederzeit zwischen allen Formbestandtheilen dieser Einzelwesen stattfindet. Die Umbildung dieser letzteren ist ja eigentlich erst das Gesammt-Ergebniss aus der besonderen Entwickelung aller ihrer Bestandtheile.

1) Die Wirkung dieses, von einem in England so angesehenen Manne verfassten, den wesentlichen Inhalt mit Stillschweigen übergehenden Referates in der verbreitetsten englischen wissenschaftlichen Zeitschrift war eine so abweisende und intensive, dass selbst die Discussion, die der Herzog VON ARGYLL an dasselbe knüpfte (loco citat. S. 581), das Interesse für das Original nicht zu erwecken vermochte.

2) WALLACE, ALFRED RUSSEL, der Darwinismus, Eine Darlegung der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl und einiger ihrer Anwendungen. Autor. Uebers. v. Prof. Dr. D. BRAUNS, 758 S., Braunschweig 1891.

3) 8. Auflage, Berlin 1889, Bd. I, S. 227.

Digitized by Google

Darwin selbst ist auf diese elementaren Structur-Umbildungen nicht näher eingegangen. Die erste umfassende Darstellung und kritische Beleuchtung derselben hat 1881 Professor Wilhelm Roux in Breslau gegeben in seinem ausgezeichneten Werke „Der Kampf der Theile im Organismus, ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre." Ich halte diese Schrift für einen der wichtigsten Beiträge zur Entwickelungslehre, welche seit Darwin's Hauptwerk (1859) erschienen sind und für eine der wesentlichsten Ergänzungen der Selections-Theorie."

Die Berliner klinische Wochenschrift (1882, S. 45) brachte ein Referat, unterzeichnet Lds., in welchem es heisst:

„Eine vorzügliche Schrift, voll eigener fruchtbarer Gedanken und mit dem Bestreben, die Cellularphysiologie der Entwickelungstheorie einzufügen." „Wir können die Lectüre dieses trefflichen, ausgereiften, eine Art Philosophie der gegenwärtigen Morphologie enthaltenden Büchleins angelegentlichst empfehlen".

William Marshall in Leipzig sagt im Zoolog. Jahresber. für 1881 (I. Abth. S. 65) von der vorliegenden Schrift:

„Ein merkwürdiges Buch von bedeutender Tragweite, das sich in gewissem Sinne zur Descendenztheorie ähnlich verhält, wie Virchow's Cellularpathologie zur Pathologie!" Demselben Gedanken giebt auch Haeckel (loco citat. S. 255) Ausdruck in den Worten:

„Man könnte demnach die Zuchtwahl der Zellen, wie sie nach Roux überall in den Geweben stattfindet, auch als Cellularselection bezeichnen, im Gegensatz zur Personalselection, wie sie Darwin zuerst zwischen den selbstständigen Einzelwesen nachgewiesen hat. Die erstere würde sich zur letzteren ebenso verhalten, wie Virchow's Cellularpathologie zur Pathologie oder wie die von mir aufgestellte Cellular-Psychologie zur Psychologie."

Eingehend besprochen wurde das Buch ferner in einem von vollkommener Beherrschung des Inhaltes und von eigenem Denken über denselben zeugenden Referate Eduard von Hartmann's[1]) unter dem

[1]) Die Gegenwart. Wochenschrift Bd. 24. 1883, Nr. 40 S. 212 u. f.

Digitized by Google

Titel: „Eine neue Erweiterung des Darwinismus," ferner durch E. Krause im Kosmos [1]).

Der Inhalt des Buches findet Anerkennung in dem mit seltenem Scharfsinn und überaus reichen Kenntnissen verfassten Werke Hugo Spitzer's: „Beiträge zur Descendenzlehre und zur Methodologie der Naturwissenschaft" [2]); ferner durch A. Riehl in dem Werke: „Der philosophische Kriticismus und seine Bedeutung für die positive Wissenschaft" [3]); in Wilhelm von Reichenau's Aufsatz: Ueber den Ursprung der secundären männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern [4]); bei Aug. Weismann in seinen Schriften über „die Vererbung [5]) und das Keimplasma" [6]); bei C. Claus in seinem Vortrage über die Werthschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprincip [7]); in der Darstellung G. Guldberg's „Om Darwinismen og dens raekkevide," Kristiania 1890; in dem grossen Werke Julius Wolff's: „Ueber das Gesetz der Transformation der Knochen" (Berlin 1892) für die Erklärung der directen Anpassung der Knochenstructur; von Elias Metschnikoff für die Erklärung der Immunität gegen Infectionen; ferner von H. Nothnagel in seinem in der zweiten allgemeinen Sitzung des internationalen medicinischen Congresses zu Rom gehaltenen wichtigen Vortrage [8]) über „die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen", und von Anderen.

Diesen anerkennenden Beurtheilungen stehen aber auch abfällige Urtheile gegenüber, die ich dem Leser nicht vorenthalten darf:

Friedrich Merkel [9]) charakterisirt den Inhalt des Buches mit den Worten: „Roux beleuchtet die allbekannte Thatsache, dass nur ein völliges Gleichgewicht der Functionen des Individuums,

[1]) Kosmos, Zeitschrift für Entwickelungslehre 1881, Bd. IX, S. 398.
[2]) Leipzig, Brockhaus, 1886, S. 422–427 und 532.
[3]) Leipzig, W. Engelmann 1887, Bd. II, Theil II, S. 352.
[4]) Kosmos, Zeitschrift 1881, Bd. X, S. 189.
[5]) Jena 1892, gesammelte Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen S. 99 und 115.
[6]) Jena 1892, S. 143.
[7]) Wien 1888, 42 Seiten, S. 30 u. f.
[8]) Wiener medicinische Blätter 1894, Nr. 14, S. 161 u. f. oder Separatabdruck.
[9]) Virchow-Hirsch. Jahresber. d. Fortschr. d. Medicin 1881, Bd. I, S. 118.

Digitized by Google

sei es des Gesammtorganismus, sei es der einzelnen Zellen, den status quo gewährleistet, mit den Terminis technicis der Descendenzlehre".

Wilhelm Wundt[1]) hat im Unterschiede zu den oben genannten Philosophen erkannt, dass in diesem Buche „solche Lebenserscheinungen, die man sonst gewohnt war, in ihren causalen Beziehungen aufzufassen", in „teleologische Formen umgedeutet" werden.

Dem in Folge dessen an ihn gerichteten Ersuchen (s. Bd. II, S. 223) um Bekanntgabe, wer die in diesem Buche erörterten Lebenserscheinungen vor mir „in ihren causalen Beziehungen zu erfassen gewohnt war" und worin in den Ausführungen desselben die „teleologische Umdeutung" besteht, hat Wundt jedoch nicht entsprochen.

Ebenso tief als diese Autoren scheint Heinrich Spitta[2]) in Tübingen in den Inhalt des Buches eingedrungen zu sein; denn er hat demselben, abgesehen von dem Inhalte der Vorrede, nur entnommen, dass es aus 6 Capiteln besteht, und dass sich auf der zweiten Seite in einem durch gesperrten Druck in die Augen fallenden Satze ein schwerer Fehler findet, indem statt „sogenannter" Zweckmässigkeit einfach „Zweckmässigkeit" steht. Dieses „sogenannt" steht, aber nicht gesperrt gedruckt, einige Zeilen vorher; und aus dem weiteren Inhalt wäre zu ersehen gewesen, dass für die ungewollte Zweckmässigkeit weiterhin die Bezeichnung „Steigerung der Dauerfähigkeit" eingeführt wird.

Der ungenannte Recensent des „literarischen Centralblattes"[3]) hat das Buch offenbar gelesen, aber wohl nicht mit vollem Verständniss; denn er berichtet, dass in demselben der Kampf um's Dasein „auf die chemischen Molekel" (statt auf die letzten lebensthätigen, d. h. der Assimilation und Vermehrung fähigen Molekel, auf die „letzten organischen Processeinheiten") übertragen werde.

Ueberblicken wir nun etwas die Wirkung, die das Buch gehabt hat, so betrifft dieselbe hauptsächlich die **Descendenzlehre** und deren philosophische Verwerthung, wie schon aus den obigen Hinweisen hervorgeht.

1) W. Wundt, Logik Bd. II, Methodenlehre S. 437.
2) Deutsche Literaturzeitung von Max Rokdiger, Bd. II, 1881, S. 1147.
3) Literar. Centralbl. für Deutschland von Zarncke, 1881, S. 1571.

Digitized by Google

In der interessanten Schrift Georg Pfeffer's „die Umwandlung der Arten, ein Vorgang functioneller Selbstgestaltung“[1]) werden weitere Consequenzen aus den hier dargelegten Principien gezogen.

Auf sehr fruchtbaren Boden fiel ferner der Gedanke der Theilauslese bei H. Strasser, welcher in seiner gründlichen Arbeit „Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln[2]) diese Theorie mit Geschick verwerthete. Ein Gleiches geschah von Fraisse[3]) und von Barfurth[4]) zur Erklärung von Vorgängen bei der Regeneration; und letzterer Autor lieferte auch einen werthvollen experimentellen Beitrag zur functionellen Anpassung[5]).

Da sich das Buch mit feinsten Auslese- und Gestaltungs-Vorgängen unter den Theilen des Organismus beschäftigt, so arbeitet dasselbe mit einer grossen Anzahl weniger allgemein bekannter anatomischer und physiologischer Thatsachen; dieser Umstand scheint die Verbreitung desselben erheblich eingeschränkt zu haben.

In Folge ersteren Umstandes hätte man aber erwarten können, dass sich besonders die **Physiologie** des Gedankens angenommen und ihn in specieller empirischer Verfolgung ausgenutzt hätte. Dies ist jedoch bei der gegenwärtigen Beschränkung der physiologischen Forschung auf den blossen „Betrieb“ der als „gegeben“ hingenommenen thierischen Maschine nicht geschehen.

Allein E. du Bois-Reymond hat sich des einen Theiles des behandelten Themas angenommen. In seinem ein halbes Jahr nach dem Erscheinen dieses Buches gehaltenen Academievortrage „Ueber die Uebung“ behandelt er die functionelle Anpassung in gleicher Weise wie ich und bedient sich auch des zuerst von mir aufgestellten und in Kapitel III eingehend begründeten Erklärungsprincipes. (Da er jedoch aus Versehen nur bei ganz specieller Gelegenheit meines Antheiles gedacht hat, so hat Herr du Bois-Reymond (brieflich) die Absicht

---

1) Verhandl. d. naturwiss. Ver. in Hamburg 1894, 48 Seiten; auch dass. erschienen.

2) Stuttgart 1883, 115 Seiten.

3) Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders bei den Amphibien und Reptilien, Cassel 1885.

4) Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. micr. Anat. Bd. 37, 1891, S. 406—487.

5) Versuche zur functionellen Anpassung. Arch. für micr. Anat. Bd. 37, 1891.

Digitized by Google

ausgesprochen, das in dieser Hinsicht Versäumte gelegentlich eines zweiten Abdruckes seiner Rede nachzuholen.)

In besonders hohem Maasse hätte die **Pathologie** Veranlassung gehabt, sich des Gedankens der Theilauslese im Organismus zu bemächtigen, da bei jeder, sei es chronischen oder acuten, allgemeinen oder localen Erkrankung, in Folge der Veränderung von Lebensumständen der Zellen Gelegenheit zur Ausmerzung der nicht widerstandsfähigen Theile unter Ueberbleiben der widerstandsfähigen gegeben ist, wodurch, wenn das Individuum die Krankheit übersteht, entsprechende allgemeine resp. locale innere Umzüchtung resultiren muss; so dass z. B. durch chronische Inanition der Organismus zu einer Sparmaschine wird, während er durch überstandene Vergiftungen widerstandsfähiger gegen das Gift werden, und so Gewöhnung an Gifte und Arzneimittel, wie Immunität gegen Infectionskeime eintreten kann (s. S. 235).

Diese Gedanken wären wohl der pathologisch-anatomischen und pathologisch-chemischen Prüfung werth; soviel aber neuerdings über Immunität gearbeitet wird, dieser Gedanke wurde nur theoretisch von drei Autoren, von P. Grawitz[1]), G. Wolff[2]) und besonders von dem hervorragenden Zoologen und Pathologen E. von Metschnikoff[3]) berücksichtigt, von ersteren Autoren ohne Beziehung auf die vorliegende resp. die ihr im Jahre 1879 vorausgegangene Schrift (s. S. 99 u. 235).

Th. Ackermann bekundet in seiner Rectoratsrede: „Mechanismus und Darwinismus in der Pathologie“[4]) eine erhebliche Uebereinstimmung im Gedankengange und in Redewendungen mit den bezüglichen Theilen dieser Schrift; doch ist ihm die Bedeutung des für die Pathologie wichtigsten Gedankens derselben, die innere Umzüchtung und

---

[1]) Virchow's Arch. Bd. 84. S. 106, 1881.

[2]) Ein Erklärungsversuch der erworbenen Immunität gegen Infectionskrankheiten. Centralbl. f. allg. Path. und path. Anat. Bd. II, 1891, Nr. 11.

[3]) La lutte pour l'existence entre les diverses parties de l'organisme. Revue scientif. (Ch. Richet), 1892, T. 50, Nr. 11.

[4]) Rede gehalten beim Antritt des Rectorates der Universität Halle-Wittenberg Halle 1884, S. 8 und 25.

Digitized by Google

die auf ihr beruhende Möglichkeit der Gewöhnung an Schädlichkeiten und der Immunität entgangen[1]).

Besonders hätte auch die **Orthopädie** Veranlassung, sich des Inhaltes dieses Buches zu bemächtigen, da derselbe die Grundlage eines wissenschaftlichen orthopädischen Vorgehens enthält. Denn nur, wenn man die „gestaltenden Reactionen" jedes an der Deformität einer Körpergegend betheiligten Gewebes, so bei Verkrümmungen der Wirbelsäule die Reaction des sie zusammensetzenden Knochen-, Knorpel- und Bindegewebes und dazu noch des sie beeinflussenden Muskelgewebes kennt, kann allmählich der Uebergang von der rohen Empirie zu einem auf Verständniss der Vorgänge beruhenden Handeln gemacht werden, wie Verfasser schon wiederholt aber vergeblich betont hat (s. II, S. 47 u. f.).

Die Lehre von der „functionellen Anpassung" ist die wissenschaftliche Grundlage der Orthopädie, denn letztere muss in erster Linie **„functionelle Orthopädie"** sein (s. Nr. 10, S. 4; Bd. II, S. 160 und Julius Wolff[2]). Daher haben die Orthopäden am meisten practisches Interesse an der Pflege dieser Lehre; und sie selber sollten mit den causalen Morphologen wetteifern, durch die angedeuteten analytischen Experimente unsere Einsicht zu vermehren. Bis jetzt hat jedoch allein Julius Wolff solches gethan, sich dabei aber ausschliesslich auf das Knochengewebe beschränkt.

Als Gesammtresultat der Ausbreitung und Verwerthung der in diesem Buche vertretenen Principien ergiebt sich wieder die allgemeine Erfahrung:

Langsam nur verbreitet sich ein neuer, den gewohnten Anschauungen fremdartiger Gedanke; und ein Buch, welches in seinem Titel

---

[1]) In einer neuesten Schrift: „Die pathologische Bindegewebsneubildung in der Leber und Pflüger's teleologisches Causalgesetz" (Festschrift, Halle 1894) sagt Ackermann, dass ich in der nachstehenden Schrift das genannte Gesetz Pflüger's „nur noch mehr specificirt" hätte. Es ist A. somit entgangen, dass der wesentliche Inhalt meines Büchleins darin gipfelt, dies von Pflüger in geistvoller Weise als Thatsache formulirte teleologische Gesetz causal abzuleiten, es mechanisch zu erklären und so seines anscheinend metaphysischen Charakters zu entkleiden (s. auch S. 408).]

[2]) Das Gesetz der Transformation der Knochen, Berlin 1892, S. 141.

Digitized by Google

oder im Anfange seines Textes verräth, dass sein Inhalt über die Grenzen eines der Specialgebiete hinausgeht, in welche die Biologie gegenwärtig zerlegt ist, wird um dieser Eigenschaft willen schon fast von keinem Vertreter eines der betheiligten Gebiete mehr gelesen. Nur wenige Forscher haben heutzutage noch das universelle Bestreben der Biologen der Mitte dieses Jahrhunderts, einen Ueberblick über die Lebensvorgänge im Ganzen zu gewinnen.

Inhalt.

Seite

I. Capitel. **Die functionelle Anpassung** 153
A. Leistungen derselben.
Allgemeine Lehre von der mechanischen Entstehung des Zweckmässigen 153
1. Wirkungen des vermehrten und verminderten Gebrauches auf die „Gestalt" der Organe 156
Definition der „functionellen Anpassung" . . . 157 u. 178
Umfang der Wirkung S. 157. Art der Wirkung 166
Das Gesetz der dimensionalen Activitätshypertrophie 166
Das Gesetz der dimensionalen Inactivitätsatrophie 173
Nothwendigkeit dauernd zu anderem Gebrauche zwingender Ursachen 173
Wirkung auf die specifische Leistungsfähigkeit . . . 173
2. Functionelle Selbstgestaltung der zweckmässigen „Structur": 178
der Knochen S. 179, der bindegewebigen Organe S. 180, der aus glatten Muskeln gebildeten Organe S. 183, des Herzens 184, Functionelle Gestaltung der Blutgefässe 185
Functionelle Metastructuren 187
B. [Eventuelle] Erblichkeit ihrer Wirkungen 189
1. Thatsächliches: Bedeutung der Erblichkeit für die Entwickelung des Organismenreiches S. 189. Einwände S. 190. Beispiele der Vererbung 191
Bedeutung des Uebergangs vom Wasser- zum Luftleben . . . 194
Unterschied der functionellen Anpassung und der Zuchtwahl in ihrer Wirkung 197
2. Theoretisches 200
Unterscheidung von Angeborenem und Vererbtem 200
Wirkung der functionellen Anpassung im Embryonalleben 201
Charakterisirung des Vererbten 203
Charakterisirung des „Embryonalen" 207

Digitized by Google

Seite

Das „biogenetische Grundgesetz“ 210

II. Capitel. **Der Kampf der Theile im Organismus als „züchtendes“ Princip: Die Theilauslese:** 216

A. Begründung desselben 216

Vorbedingungen des Kampfes: Selbstständigkeit der Theile S. 219. Unvollkommene Bestimmung der Einzelbildungen durch die Vererbung S. 220. Das Wachsthum S. 221. Der Stoffwechsel . . 222

Entstehung des Kampfes durch ungleiche Veränderungen der Theile 222

Historisches 226

B. Arten und „züchtende“ Leistungen desselben. Eintheilung in Instanzen 230

1. Der Kampf der „lebensthätigen Molekel“ 231

a) Im einfachen Stoffwechsel: Bei ungleicher Assimilation S. 232. Bei ungleichem Verbrauch S. 232. Kampf um den Raum S. 234. Bei ungleich vollkommener Regeneration S. 235. Bei Aenderung der Nahrung S. 235. Bei Nahrungsmangel S. 236. Bei Selbstregulation des Ersatzes S. 237. Bei Uebercompensation des Verbrauches S. 237. Vorkommen dieser Verhältnisse 238

b) Bei Einwirkung von Reizen: Im Falle der Erhöhung der Assimilation S. 240. Bei Uebercompensation S. 241. Vorkommen S. 241. Bei ungleicher Aufnahmefähigkeit des Reizes 244

Entstehung des „Reizlebens“ S. 244. Wirkung verschiedener Reize S. 245. Aenderung der Reize 246

Selbststeigerung der Anpassung an den Reiz 246

Mitwirkung des Kampfes der Individuen 247

Allgemeiner Charakter der Leistungen des Kampfes der Molekel S. 248. Fernere Arten des Kampfes der Molekel . . 250

2. Der Kampf der Zellen 251

Im einfachen Stoffwechsel S. 251. Bei Reizeinwirkung . . 252

Nach dem Reizquantum S. 252. Bei verschiedenen Reizqualitäten 253

Unterschiede vom Kampf der Molekel S. 254. Kampf zwischen Zellkern und Zellleib 254

Begründung des Kampfes um den Raum 255

Auslese bei Ausscheidung der Stoffwechselproducte S. 259. Wirkungsgrösse des Kampfes der Zellen 259

Mitwirkung des Kampfes der Individuen 260

3. Der Kampf der Gewebe 261

Unterschied von den beiden ersten Kampfesweisen 261

Herstellung des morphologischen Gleichgewichts . . 261

Mangel dieses Gleichgewichts im Erwachsenen S. 261, im Embryo S. 263. Kampf mit dem Bindegewebe S. 263. Normaler Kampf der Gewebe S. 265. Kampf der Reizgewebe 266

Digitized by Google

Seite
4. Der Kampf der Organe 267
Entstehung des morphologischen Gleichgewichts . . 267
Wechselwirkung der Organe im Kampf um den Raum . . 268
Kampf der Reizorgane S. 269. Leistungen desselben . . . 269
Kampf um die Nahrung 270
Uebersicht der Leistungen des Kampfes der Theile . 272
III. Capitel. **Nachweis der trophischen Wirkung der functionellen Reize** 278
A. Verhalten durch den functionellen Reiz zugleich in der Assimilation gekräftigter Processe 278
Quantitative Selbstregulation 279
Ausgestaltung der Reizform 281
Fortwährend sich steigernde Differenzirung 283
Anpassung an die Reizintensitäten 283
Uebereinstimmung mit dem thatsächlichen Verhalten
1) bei den Stützorganen 284
2) Bei den activ fungirenden Organen 284
Versuche mit Reizentziehung bei den Muskeln S. 284, bei den Drüsen S. 285, bei den Nerven S. 286. Pathologische Reizentziehung 290
Trophische Nerven 292
Entstehung der Geschwülste S. 300; der Infectionsgeschwülste . 303
B. Unzureichende gestaltende Wirkung der „functionellen Hyperaemie“ S. 304. Ursache der stärkeren Ernährung bei verstärkter Function S. 308. Wirkung verstärkter Nahrungszufuhr S. 308. Verschmähung der Nahrungsaufnahme 309
Bezügliches Verhalten der Gewebe in der Jugend 311
Verhalten der Stützsubstanzen 311
Gegen die Passivität der Ernährung 312
Formale Differenzirung im Embryo 312
Activitätshypertrophie 315
Beweis der Selbstregulation der Blutzufuhr nach dem Maasse des Verbrauches bei der Entwickelung der Geschwülste S. 317, der Placenta 318
Beweis der Activität der Ernährung 319
„Morphologische“ und „jeweilige“ functionelle Anpassung 321
Entstehung der Inactivitätsatrophie 325
Zusammenfassung 329
IV. Capitel. **Differenzirende und „gestaltende“ Wirkungen der functionellen Reize** 331
A. Qualitative Wirkung 332
Entstehung der Gewebe S. 332, der Sinneszellen S. 335, der Muskelzellen S. 342, der Stützsubstanzen 343
Grad der Anpassung der Gewebe an den functionellen Reiz . . 343

Digitized by Google

Seite

Scheidung des Lebens in „embryonales" und in „Reizleben" 348
Sinken der Anpassung an den Reiz 348
B. Quantitative und „gestaltende" Wirkung der functionellen Reize 350
1. Quantitative Regulation 350
2. Functionelle Umbildung der äusseren Gestalt der Organe . 353
der Muskeln S. 353, der Gelenke 354
3. Ausbildung der inneren Gestalt, der Structur 355
der Knochen 356
der Fascien, des Trommelfells etc. 358
Bildung discreter Bänder 361
Hohlwerden der Knochen S. 363. Entstehung der lockeren Verbindungen und der Schleimbeutel 364
Entstehung der hydrodynamischen Gestalt der Blutgefässe . . 365
Ursache der Regel vom Muskelnerveneintritt 366
Ausbildung der Coordinationen 367
Entstehung der dynamischen Structur der Hohlmuskeln . 368
Structur der Drüsen 370
C. Zeitliche Verhältnisse der functionellen Selbstgestaltung 371
Unterschied der Aenderungen durch embryonale Variation und durch functionelle Anpassung 373
Ausbildung der Harmonie trotz der Variationen der Theile 376
Entstehung der secundären Geschlechtscharaktere und der Geschlechtsorgane 377
Umgestaltende Wirkung chemischer Aenderungen 379
Schutz der Theile im Organismus vor fremden Reizen . . . 380
Die Reizcentralisation 381
Charakter der erreichten Vollendung der Organisation 382
V. Capitel. **Ueber das Wesen des Organischen** 387
Unwesentliche Eigenschaften 387
Die Sensibilität 391
Das räumliche Verhalten: Wachsthum 392
Die Bedingungen der Dauerfähigkeit 393
Die Assimilation S. 394. Die Uebercompensation 396
Die besonderen Leistungen 397
Selbstregulation: 398
der Functionen: Die Reflexthätigkeit S. 398, des Verbrauches: Hunger S. 399, der Ausscheidung S. 400, der Assimilation S. 400. Leistungen letzterer Fähigkeit S. 402. Vorkommen derselben 402
Functionelle Transplantation 404
Gesammtcharakter des Lebens . . . . . 405 u. 415
Erste Entstehung des Lebens durch „successive Züchtung" seiner „Grundeigenschaften" 409
Möglichkeit der Entstehung der Abstraction und des Bewusstseins 413
VI. Capitel. **Zusammenfassung der Ergebnisse** 416

Digitized by Google

I.

Die functionelle Anpassung.

A. Leistungen derselben.

Das Problem einer Erklärung der Zweckmässigkeit in der Natur hat schon die ältesten Philosophen beschäftigt, und hat auch schon im classischen Zeitalter der Antike seine allgemeine und principiell vollständige Lösung durch Empedocles gefunden. Er erreichte bereits das Endziel der Zweckmässigkeitslehre: Die Erkenntniss der Art und Weise, auf welche Zweckmässiges sich bilden könne, ohne Einwirkung einer nach vorbedachten Zielen gestaltenden Kraft, rein aus mechanischen Gründen heraus.

Dieser grosse Denker fasste[1]) die materielle Grundsubstanz als das in sich unveränderliche Ursein, und liess sie gemischt und gestaltet werden durch die Kräfte der Liebe und des Hasses. In diesem mit zwei einander entgegenwirkenden Kräften versehenen Stoffgemenge musste ein lang dauernder Wechselkampf stattfinden, aus welchem blos die „dauerfähigen" Aggregationen schliesslich allein übrig bleiben konnten, da alle gebildeten Gruppirungen so lange immer wieder gelöst werden mussten, so lange in der Wechselwirkung noch stärkere Conglomerate sich bilden konnten.

[2] So war durch ihn zum ersten Male die Möglichkeit der Entstehung sogenannter zweckmässiger Einrichtungen auf rein mechanische Weise, auf dem Wege der Ausmerzung aller sich in der Wechselwirkung der Kräfte nicht dauerfähig erweisenden Combinationen gefunden; und es war damit die Möglichkeit einer mechanischen Entstehung des in allen seinen Theilen so wunderbar zweckmässigen thierischen Organismus wenigstens philosophisch nachgewiesen.

---

1) Aristotelis Phys. II, 8; und Fritz Schultze, Ueber das Verhältniss der griechischen Naturphilosophie zur modernen Naturwissenschaft. Kosmos, Zeitschr. Bd. II, 1878, S. 297; ferner Derselbe: Philosophie der Naturwissenschaft. I. Buch. Leipzig 1882.

Digitized by Google

Die sogenannte „Zweckmässigkeit" war keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf langem Wege mechanisch entstandene; denn nicht das einem vorgefassten Zwecke entsprechende, sondern das, was die nothwendigen Eigenschaften zum „Bestehen" unter den gegebenen Verhältnissen hatte, blieb übrig. [Deshalb habe ich weiterhin das Wort „Dauerhaftigkeit" dafür verwendet.]

Allein in diesem Sinne reden wir im Folgenden von Zweckmässigkeit.

Man könnte nun denken, dass dieser philosophischen Lösung der Aufgabe die empirische bald hätte nachfolgen müssen. Wer aber die Geschichte der griechischen Philosophie kennt, weiss, wie weit die Griechen noch in ihrer Weltanschauung gebunden waren, theils durch Mangel an Beobachtungen, theils durch falsche Beobachtungen, aus welchen sich ganze Reihen von Wahnvorstellungen ergaben, und dass die Fähigkeit, wirklich objectiv und mit Selbstkritik zu beobachten, nur einigen wenigen der bedeutendsten Männer zu Theil gewesen ist.

So wurde sowohl die Bedeutung der Empedocleïschen Lösung dieses grossen Problems nicht erkannt, geschweige denn, dass man sie für die Specialforschung genutzt hätte. Sie ging gänzlich verloren und musste auf dem mühsamen Wege empirischer, wissenschaftlicher Detailforschung, nach langem, vergeblichen Suchen vieler ausgezeichneter Männer, vollkommen [3] neu entdeckt werden. Dafür war es dieses Mal nicht blos eine philosophische, principielle, sondern eine exact wissenschaftliche Lösung.

Ch. Darwin und A. Wallace entdeckten, wie bekannt, nicht blos von neuem das Princip des Kampfes als die Ursache der mechanischen Entstehung des Zweckmässigen, sondern sie wiesen zugleich auch nach, dass in Folge der geometrischen Vermehrung der Organismen ein derartiger Kampf unter ihnen wirklich stattfinden müsse, und dass weiterhin in Folge der fortwährenden Variationen der Organismen in allen ihren Theilen auch immer die Möglichkeit des Uebrigbleibens eines Besseren vorhanden ist.

Digitized by Google

Indem die übriggebliebenen Wesen ihre bevorzugten Eigenschaften unter gleichzeitigen neuen Modificationen von diesem Fundament aus vererben, ist die Möglichkeit gegeben, von den neuen, im Mittel schon vollkommeneren, Modificationen wiederum die besten auszulesen, so dass eine fortwährend steigende Vervollkommnung stattfinden muss. Und diese Vervollkommnung wird zugleich zu einer Mannigfaltigkeit der Formen führen, wenn, wie es thatsächlich der Fall ist, die äusseren auslesenden Bedingungen selber mannigfaltig und mit der Zeit wechselnde sind.

So ist mit dem Nachweise der Wirksamkeit des Selectionsprincipes und dem Hilfsprincip der Variabilität der Organismen und der äusseren Existenzbedingungen die Nothwendigkeit der Entstehung einer stetig sich steigernden Mannigfaltigkeit und Anpassung an die **äusseren** Bedingungen bewiesen, und damit zugleich die Möglichkeit eröffnet worden, die hochgradige Verschiedenheit und Complication der höheren Organismen durch allmähliche Umbildung aus niederen, einfachen, ja einfachsten Zuständen abzuleiten. Zu diesem Zwecke des Nachweises der Entstehung der Arten [4] durch allmähliche weitergehende Differenzirungen nach bestimmten Richtungen und der Descendenz der höheren Organismen von niederen wurde die Lehre geschaffen und an ihrer Vervollständigung nach dieser Seite hin seit zwanzig Jahren emsig gearbeitet.

Dagegen wurde weniger für die Erforschung der Entstehungsweise und -Ursachen der zweckmässigen Einrichtungen im **Innern**, sowohl zum Theil derjenigen, welche Speciescharaktere darstellen, als besonders der allgemeineren, ganzen Classen oder Ordnungen gemeinsamen gethan, und daher auch die Lehre im Einzelnen noch nicht eingehend geprüft, ob sie fähig sei, alle vorhandenen inneren Zweckmässigkeiten der Organisation als nothwendige Folgerungen der bisher aufgestellten mechanischen Principien hervorgehen zu lassen, oder ob nicht noch andere Principien als helfend wirksam sowohl angenommen werden müssen als nachgewiesen werden können.

Da ich nach, wie ich glaube, eingehender Prüfung zu der letzteren Ansicht gekommen bin und diese hier darzulegen beabsichtige,

Digitized by Google

so muss ich einmal den Nachweis führen, dass in der That die vorhandenen Principien nicht ausreichen, und fernerhin, dass ein oder mehrere andere Principien mitwirkend thätig gewesen sind.

Ich kam zu diesem Resultate bei der Anwendung der bisherigen Descendenzlehre zur Erklärung der in den Organismen sich findenden Einzelzweckmässigkeiten; und wir wollen im Folgenden uns eng an diese Aufgabe halten und daher die Descendenzlehre, soweit sie andere Verhältnisse betrifft, als bereits vollkommen sichergestellt und den Lesern ausreichend bekannt annehmen.

Das Zweckmässige entsteht nach Obigem vorwiegend oder fast ausschliesslich durch die Auslese aus beliebigen gestalt- [5] lichen Variationen, einmal im Kampfe um's Dasein, zweitens durch die geschlechtliche Auslese. Von diesen beiden Principien ist das erste ein rein mechanisches, während über das letztere, in Folge seiner Abhängigkeit von geistigen Einflüssen, noch kein definitives Urtheil gefällt werden kann. Da dieses letztere Princip für unsere Zwecke fast gar nicht in Betracht kommt, so können wir es mit dem ersteren zusammenfassen und ihnen bei der Untersuchung ihrer Leistungsfähigkeit ein gemeinsames Ausleseconto eröffnen.

1. Zweckmässige Wirkungen des vermehrten und verminderten Gebrauchs.

Ausser den Ableitungen des Zweckmässigen aus diesen Arten der Auslese unter den Individuen ist aber schon von den Begründern der Descendenzlehre ein Princip der Umgestaltung mit angeführt worden, welches auf viel näherem Wege als dem der Auslese aus beliebigen Variationen, welches das Zweckmässige direct im einzelnen Individuum hervorzubringen im Stande ist. Es ist dies das schon von Lamarck aufgestellte Princip der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches. Dasselbe wird von den verschiedenen Autoren in sehr ungleichem Maasse als mitwirkend zugelassen; theils weil der Grad der Erblichkeit seiner Wirkung nur sehr schwierig und zumeist nicht sicher zu beurtheilen ist, theils wohl auch, weil man gar nichts über die Ursache desselben kennt und nicht weiss, ob es als ein mechanisches und alsdann möglichst auszubeutendes, oder als ein

Digitized by Google

metaphysisches, teleologisches, möglichst einzuschränkendes Princip aufzufassen ist.

Es fehlt aber ausser an Untersuchungen über die Erblichkeit und über die Ursache auch noch an eingehenden Untersuchungen über die Wirkungsweise dieses Principes. Wir beabsichtigen, im Folgenden nach diesen drei Richtungen etwas zur Vervollständigung der Kenntnisse beizutragen.

Dabei wird uns die Untersuchung nach der letzteren Richtung, nach der der Wirkungsweise, auf diejenigen zweckmässigen Einrichtungen führen, welche nicht aus den vorgenannten mechanischen Principien der Auslese nach DARWIN und WALLACE [6] direct ableitbar sind, sowie auch die Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches selber nicht allein aus diesen Principien sich folgert.

DARWIN äussert sich über die Wirkungen des Gebrauches und Nichtgebrauches, die wir, unter einen etwas allgemeineren, im Folgenden zu erörternden Begriff subsummirend, kurz **functionelle Anpassung**[1]) nennen wollen, folgendermassen[2]):

---

[1]) Die erste Verwendung dieses von mir eingeführten Ausdruckes findet sich auf S. 114, eine ausführliche Definition Nr. 7 S. 77.

Kurz gefasst ist unter „functioneller Anpassung" von mir verstanden: „die Anpassung an die Function durch Ausübung derselben". Diese Anpassung erstreckt sich auf die Grösse, Gestalt, Structur und Qualität der Organe. Das Wort „Anpassung" ist dabei in dem der üblichen Auffassung entsprechenden Sinne gebraucht; nach diesem ist „Anpassung" von Lebewesen an irgendwelche Umstände eine Veränderung der Lebewesen, welche die Dauerfähigkeit der betreffenden Lebewesen grösser macht, als sie unter denselben Umständen ohne diese Aenderung sein würde. Das Wesentliche ist also die Erhöhung der Dauerfähigkeit.

Unter „directer Anpassung" der Lebewesen versteht man die Anpassung des „einzelnen Individuums" an während seines Lebens auf dasselbe einwirkende Umstände. Sie besteht fast ausschliesslich in der functionellen Anpassung; doch kommen auch einige andere Arten directer Anpassung vor (s. S. 130). Unter indirecter Anpassung bezeichnet man die Anpassung der „Art" durch Ausmerzung der unter den betreffenden Umständen nicht dauerfähigen Individuen. Das Princip dieser letzteren Anpassung ist, dass die Anpassung einer höheren Lebenseinheit auf Kosten der sie zusammensetzenden niederen Einheiten stattfindet. Die sogen. directe Anpassung der Individuen beruht, wie wir sehen werden, vielfach auch auf solcher Ausmerzung niederer Einheiten, der Zellen und selbstthätigen Zelltheile, auf Theilauslese, könnte also soweit auch als indirecte Anpassung bezeichnet werden (s. Nr. 7 S. 137).

HAECKEL dagegen verwendet das Wort „Anpassung" des Individuums einfach im Sinne von Variation, Aenderung desselben (s. Schöpfungsgeschichte 8. Aufl., 1889, S. 208), ohne Rücksicht darauf, ob die Aenderung die Dauerfähigkeit

Digitized by Google

„Veränderte Gewohnheiten bringen eine erbliche Wirkung hervor, wie die Versetzung von Pflanzen aus einem Klima in's andere deren Blüthezeit ändert. Bei Thieren hat der vermehrte Gebrauch oder Nichtgebrauch der Theile einen noch bemerkbareren Einfluss gehabt; so habe ich bei der Hausente gefunden, dass die Flügelknochen leichter und die Beinknochen schwerer im Verhältniss zum ganzen Scelete sind als bei der wilden Ente; und diese Veränderung kann man getrost dem Umstande zuschreiben, dass die zahme Ente weniger fliegt und mehr geht, als es diese Entenart im wilden Zustande thut. Die erbliche stärkere Entwickelung der Euter bei Kühen und Geisen in solchen Gegenden, wo sie regelmässig gemolken werden, im Verhältniss zu demselben Organ in anderen Ländern, wo dies nicht der Fall, ist ein anderer Beleg für die Wirkung des Gebrauches."

Ferner, pag. 53: „Etwas (und vielleicht viel) von der Variabilität mag dem Gebrauche oder Nichtgebrauche der Organe zugeschrieben werden." Die eingeklammerten, den Einfluss verstärkenden Worte befanden sich nicht in der I. Auflage des Buches.

Pagina 150 fügt er hinzu: „Die im ersten Capitel angeführten Thatsachen lassen wenig Zweifel, dass bei unseren [7] Hausthieren Gebrauch gewisse Theile verstärkt und vergrössert und Nichtgebrauch sie verkleinert hat, und dass solche Abweichungen erblich sind. In der freien Natur hat man keinen Maassstab zur Vergleichung der Wirkung lang fortgesetzten Gebrauches oder Nichtgebrauches, weil wir die elterlichen Formen nicht kennen; doch tragen manche Thiere Bildungen an sich, die sich am besten als Folge des Nichtgebrauches erklären lassen." So führt er die amerikanische Dickkopfente, welche nur schwach über der Oberfläche sich flatternd erhalten kann, die Unfähigkeit des Strauss, zu fliegen, die verkümmerten Vordertarsen vieler männlicher Kothkäfer[3]) an.

erhöht oder nicht. Diese etwas willkürliche Erweiterung des Wortinhaltes ist die Quelle zahlloser Missverständnisse und auf ihnen beruhender Streitigkeiten geworden, weshalb hier von vornherein auf die Verschiedenheit unserer Verwendung des Wortes „Anpassung" aufmerksam gemacht ist.]

[2]) Entstehung der Arten, übersetzt von J. V. Carus. 5. Aufl., 1872, S. 22.

[3]) l. c. S. 151

Digitized by Google

Ferner sagt er[1]): „Die Augen der Maulwürfe und einiger wühlender Nager sind an Grösse verkümmert und in manchen Fällen ganz von Haut und Pelz bedeckt. Dieser Zustand der Augen rührt wahrscheinlich von fortwährendem Nichtgebrauch her, dessen Wirkung aber vielleicht durch natürliche Zuchtwahl unterstützt wird." „Es ist wohl bekannt, dass mehrere Thiere aus den verschiedensten Classen, welche die Höhlen in Kärnthen und Kentucky bewohnen, blind sind. Bei einigen Krabben ist der Augenstiel noch vorhanden, obwohl das Auge verloren ist. Da man sich schwer vorstellen kann, wie Augen, wenn auch unnütz, den im Dunkeln lebenden Thieren schädlich werden sollten, so schreibe ich ihren Verlust auf Rechnung des Nichtgebrauches."

Die eben zugestandene Bedeutung dieses Princips schwächt er aber gleich wieder ab, indem er nach Anführung des Beispieles, dass ein Cirripede, wenn er an einem andern als Schmarotzer lebt, mehr oder weniger seine eigene Kalkschale verliert, bemerkt[2]): „Darnach glaube ich, wird es der natürlichen Zuchtwahl in die Länge immer gelingen, jeden Theil der Organisa- [8] tion zu reduciren und zu ersparen, sobald er durch eine veränderte Lebensweise überflüssig geworden ist. Und ebenso dürfte sie umgekehrt vollkommen im Stande sein, ein Organ stärker auszubilden, ohne die Verminderung eines anderen benachbarten Theiles als nothwendige Compensation zu verlangen."

Hieraus, aber auch als Folgerung aus seinem ganzen Werke über die Entstehung der Arten, ergiebt sich, dass Darwin trotz der Anerkennung des Principes im Grunde doch der directen umgestaltenden Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch nur einen geringen Antheil zuschreibt, und das meiste an der Verkleinerung unnöthiger und an der Vergrösserung nützlicher Organe von der Wirkung der Zuchtwahl aus freien Variationen ableitet. Das Beispiel der Verkleinerung der Kalkschale, welche allerdings nicht durch nachträgliche Atrophie hat entstehen können, scheint ihm hierin nachtheilig geworden zu sein.

[1]) l. c. S. 153.
[2]) l. c. S. 164.

Digitized by Google

Haeckel erkennt der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches eine viel grössere Bedeutung zu. Er leitet sie von der Ernährung ab und weist[1]) (ohne auf eine genauere Erklärung der direct das Zweckmässige gestaltenden Wirkung einzugehen) einmal nach, dass diese Aenderungen der Gewohnheit letzthin auch nur durch Aenderungen äusserer Umstände bedingt werden, und führt dann im Einzelnen aus, wie gross die dadurch hervorgerufenen Aenderungen sind. Er lässt so[2]) die Muskeln eines Turners sich um das Doppelte verdicken und dabei die Leistungsfähigkeit um das Vielfache sich vergrössern. Er sagt: „Der Uebungsact selbst, die oft wiederholte Bewegung des Muskels, veranlasst eine Veränderung in der Ernährung des Muskels, welche einen vermehrten Zufluss von Nahrungsstoff herbeiführt. Dadurch wächst der Muskel, er nimmt zu an der Zahl der Primitivfasern, [9] vielleicht auch an denjenigen chemischen Bestandtheilen der Muskelsubstanz, welche vorzugsweise bei der Contraction thätig sind, er verbessert sich also wahrscheinlich nicht blos quantitativ, sondern auch qualitativ, indem die im ungeübten Muskel abgelagerten Fette durch die Uebung verschwinden und durch edlere Eiweissbestandtheile ersetzt werden."

Ferner führt er an[3]): „Wie mächtig dieses Gesetz der Angewöhnung wirkt, ist so allbekannt, dass wir keine weiteren Beispiele anzuführen und blos an das bekannte Sprichwort zu erinnern brauchen: Consuetudo altera natura. Wir wollen noch ausdrücklich hervorheben, dass der Nichtgebrauch der Organe, welcher rückbildend auf dieselben wirkt, nicht minder wichtig ist, als der Gebrauch der Organe, welcher ausbildend auf sie wirkt".

Hauptsächlich beruht aber seine grössere Schätzung der Wichtigkeit der functionellen Anpassung auf der hochgradigen Erblichkeit, die er ihren Bildungen zuschreibt. Er behauptet[4]) in seinem „Gesetz von der angepassten oder erworbenen Vererbung" ganz allgemein: „Alle Charaktere, welche der Organismus während seiner individuellen Existenz durch Anpassung erwirbt, und welche seine Vorfahren nicht

1) Generelle Morphologie, 1866, Bd. II, S. 193 und 211.
2) l. c. II, S. 231.
3) l. c. II, S. 215.
4) l. c. II, S. 186.

Digitized by Google

besassen, kann derselbe unter günstigen Umständen auf seine Nachkommen vererben." S. 187 fügt er hinzu: „Viel wichtiger als die monströsen, auffallend vortretenden Abänderungen, welche durch die angepasste Vererbung übertragen werden, sind die unscheinbaren und geringfügigen Abänderungen, welche erst im Laufe von Generationen durch Häufung und Befestigung ihre hohe Bedeutung für die Umbildung der organischen Formen erhalten." Er spricht ferner aus, dass diese Vererbung um so sicherer und vollständiger für alle folgenden Generationen eintritt, je [**10**] anhaltender die causalen Anpassungsbedingungen einwirken und je länger sie noch auf die nächstfolgenden Generationen einwirken.

Er ist somit von vorn herein nicht unwesentlich von Darwin abgewichen, welcher diese Charaktere trotz der ausgelesenen anerkennenden Beispiele in seinem ersten Werke über die Entstehung der Arten für nicht genügend erblich hielt, um ihnen gegenüber der Wirkung der Zuchtwahl einen bedeutenden Einfluss zuzuerkennen. Dass Darwin diese Auffassung in diesem gelesensten seiner Werke auch in den jüngsten Auflagen nicht geändert hat, ist wohl der Grund, dass die thatsächliche Aenderung seiner Ansicht, wie er sie in dem Werke „Ueber das Variiren der Thiere und Pflanzen etc." [1]) ausführlich darlegt, nicht genügend gewürdigt worden ist, und dass in Folge dessen manche seiner vermeintlich strenggläubigsten Anhänger, z. B. G. Seidlitz [2]), anders Denkenden, welche gleich Haeckel, O. Schmidt und also Darwin selber der functionellen Anpassung grössere Bedeutung und Erblichkeit zuschreiben, den Vorwurf der Apostasie von der vermeintlich wahren Lehre machen.

Darwin hat sich indessen, wie wir gleich sehen werden, in dem erwähnten neuen Werke fast vollkommen den Ansichten, welche Haeckel in seiner „generellen Morphologie" ausgesprochen hatte, angeschlossen. Er sagt [3]) in seiner Zusammenfassung der als erblich verwendeten Variabilitäten: „Vermehrter Gebrauch vergrössert

[1]) Deutsch von J. V. Carus. 1873, Bd. II, S. 313—327, 338—346 u. 400—401.

[2]) Die Darwin'sche Theorie. 2. Aufl., Leipzig 1875, S. 25, und Kosmos, Zeitschrift f. einheitliche Weltanschauung. I, S. 547 u. 549.

[3]) Das Variiren der Thiere etc II. S. 400.

Digitized by Google

einen Muskel und zwar in Verbindung mit den Blutgefässen, Nerven, Bändern, Knochenleisten, an welchen er befestigt ist, ganzen Knochen und anderen da- [**11**] mit verbundenen Knochen. Dasselbe gilt für verschiedene Drüsen. Vermehrte functionelle Thätigkeit stärkt die Sinnesorgane, vermehrter und intermittirender Gebrauch verdickt die Epidermis und eine Aenderung in der Natur der Nahrung modificirt zuweilen die Haut des Magens und vermehrt oder vermindert die Länge der Därme. Andererseits schwächt und verringert fortgesetzter Nichtgebrauch alle Theile der Organisation. Thiere, welche während vieler Generationen nur wenig Bewegung gehabt haben, haben in der Grösse reducirte Lungen, und in Folge hiervon wird der knöcherne Brustkorb und die ganze Form des Körpers modificirt. Bei unsern seit Alters her domesticirten Vögeln sind die Flügel wenig gebraucht und daher bedeutend reducirt worden. Mit ihrer Abnahme ist der Brustbeinkamm, sind die Schulterblätter, Coracoide und Schlüsselbeine sämmtlich reducirt worden." Er schränkt indessen für den Nichtgebrauch die Wirkung sehr ein, indem er sagt[1]): „Bei domesticirten Thieren ist die Reduction in Folge Nichtgebrauches niemals so weit geführt worden, dass nur ein blosses Rudiment übrig bleibt, aber wir haben guten Grund zur Annahme, dass dies im Naturzustande oft eingetreten ist. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt wahrscheinlich darin, dass bei domesticirten Thieren nicht blos keine hinreichende Zeit für eine so tiefe Veränderung geboten ist, sondern dass auch, weil sie keinem heftigen Kampf um's Dasein ausgesetzt wurden, das Princip der Oekonomie der Organisation nicht in Thätigkeit trat."

Weiterhin bemerkt er noch[2]): „Körperliche und geistige Eigenthümlichkeiten werden unter der Domestication verändert und die Veränderungen werden oft vererbt." „Solche veränderte Gewohnheiten können an jedem organischen Wesen, besonders wenn es ein freies Leben führt, oft zum vermehrten [**12**] oder verminderten Gebrauch verschiedener Organe und in Folge dessen zu ihrer Modification führen. In Folge lang fortgesetzter Gewohnheit und noch

1) l. c. II, S. 404.
2) l. c. II, S. 404.

Digitized by Google

besonders in Folge der gelegentlichen Geburt von Individuen mit einer unbedeutend verschiedenen Constitution werden Hausthiere und cultivirte Pflanzen in einer gewissen Ausdehnung acclimatisirt."

Darwin räumt also in diesem Werke der Wirkung der functionellen Anpassung einen viel erheblicheren Einfluss auf die Umbildung der Organismen neben der natürlichen Zuchtwahl ein, als in der „Entstehung der Arten" und, da diese durch functionelle Anpassung hervorgebrachten Veränderungen direct zweckmässig sind, so anerkennt er damit ein Princip, welches auf viel kürzerem Wege als die Zuchtwahl das Zweckmässige hervorbringt, somit also letzterer die stärkste Concurrenz macht und den Anschein erweckt, den glücklich für beseitigt gehaltenen Dualismus wieder einführen zu wollen [1]).

Schon A. W. Volkmann sagt [2]): „Die Zuchtwahl reicht auch nicht aus, die wechselseitige Abhängigkeit der Organe zu erklären." Er erinnert dafür an den Ausspruch Cuvier's, dass man nur das Kiefergelenk eines Säugers zu untersuchen brauche, um zu ermitteln, ob man die Knochen eines Fleischfressers, eines Wiederkäuers oder eines Nagers vor sich habe.

Der Umfang der Wirkung des öfteren Gebrauches in Bezug auf das Vorkommen an den einzelnen Organen ist durch die Beispiele

[1]) Neueres über die Literatur der functionellen Anpassung siehe bei:

H. Strasser, Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. Stuttgart 1883. 115 Seiten.

Wilhelm Müller, Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg 1883. 220 Seiten.

Schuchardt, Carl, Hochgradige Atrophie der linken Lunge mit compensatorischer Hypertrophie der rechten. Verhandl. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1881 und Virchow's Arch. Bd. 101, 1885.

Ribbert, Beiträge zur compensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd.I, 1894, S. 69 u. ff. Daselbst auch Verweis auf frühere bezügliche Arbeiten des Verf.

H. Nothnagel, „Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Zuständen". Zeitschr. f. klin. Medicin. I. Muskeln, loco cit. Bd. X, 1886. II. Drüsige Organe, Bd. XI, 1886. III. Entstehung des Collateralkreislaufs, Bd. XV, 1888. Ueber die Theorie der functionellen Anpassung siehe desselben Autors: „Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen", Vortrag gehalten beim XI. internat. med. Congress zu Rom am 31. März 1894. Wiener med. Blätter, Bd. XVII, Nr. 14.

D. Barfurth, Versuche zur functionellen Anpassung. Arch. f. micr. Anat. 1891. Bd. 37. Ferner das auf S. 106 Anm. citirte Werk Jul. Wolff's].

[2]) Sitzungsber. der naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Juli 1874.

Digitized by Google

Darwin's vollkommen erschöpft; denn er zeigt die Wirkungen an allen Organen, sogar für diejenigen Organe, für welche er eine directe Umgestaltung oder Functionsstärkung nicht nachgewiesen hat, für die Sinnesorgane, nimmt er sie an. Wir vermögen aber in diesen letzteren Fällen nicht zu unterscheiden, ob die Sinnesorgane selber schärfer geworden sind, oder ob [**13**] blos unsere Fähigkeit, die von ihnen zugeleiteten Reize genauer wahrzunehmen, sich verbessert hat, ob also die Uebung die Endorgane selber afficirt, oder ob sie blos eine centrale, im Gehirn sich vollziehende ist. Die einzige bezügliche anatomische Beobachtung rührt von Gudden her. Er fand[1]), dass bei Neugeborenen die bulbi olfactorii (die Riechzwiebeln) sich über das gewöhnliche Maass vergrösserten, wenn den betreffenden Thieren beide Augen exstirpirt und die Ohren verschlossen wurden. Diese Thatsache deutet aber für sich blos auf eine Veränderung der Centralorgane; wodurch natürlich die Möglichkeit einer Veränderung der Endorgane nicht ausgeschlossen ist.

Für die Anpassung innerhalb der nervösen Centralorgane an bestimmte Gebrauchsweise will ich hier ein treffendes Beispiel von Helmholtz anführen. Er sagt[2]): „Nimmt man Prismen von 16—18° brechendem Winkel so vor beide Augen, dass beide Prismen die äusseren Gegenstände z. B. nach rechts verschieben, und betrachtet irgend ein Object genau auf seine Lage, schliesst dann die Augen und greift nach demselben, so greift man natürlich rechts an ihm vorbei. Manipulirt man aber auch nur wenige Minuten mit diesen Brillen, so wird man bei Wiederholung ganz sicher nach dem Objecte greifen. Es hat sich also in dieser kurzen Zeit die ganze Innervationscombination der Extremitäten geändert und den neuen Erfahrungen angepasst. Nimmt man jetzt die Brillen fort, so greift man links an den Objecten vorbei, weil die neue Innervationsart auf die alten Verhältnisse nicht mehr passt."

Exner bemerkt dazu sehr treffend[3]): „Es ist auch nothwendig, dass unsere Innervationscombinationen in hohem Grade [**14**] modifi-

---

1) Archiv für Psychiatrie, Bd. II, S. 693.

2) Helmholtz, Physiologische Optik, S. 601.

3) Exner, Physiologie der Grosshirnrinde, in: Hermann, Handbuch der Physiologie, Bd. II, Abth. 2, S. 249.

Digitized by Google

cirbar sind, denn im entgegengesetzten Falle würden wir schon bei Ermüdung des Muskelapparates und noch mehr bei ungleichmässiger Ermüdung der einzelnen Muskeln desselben die Fähigkeit, correcte Bewegungscombinationen auszuführen, verlieren."

So ist die Fähigkeit der functionellen Anpassung eine Vorbedingung der Erwerbung jeglicher körperlichen Geschicklichkeit wie jeglicher Kenntnisse; und die Uebung ist weiter nichts, als die Ausbildung solcher Anpassungen im Organismus; die Fixation aller Sinneseindrücke in der Hirnrinde muss als directe functionelle Anpassung an die Aussenwelt aufgefasst werden.

Weiterhin ist hier aufzuführen das eigenthümliche Verhalten, dass nach PHILIPEAUX, VULPIAN, CYON, SCHIFF [1]), R. HEIDENHAIN und einigen Schülern HERMANN's [2]) nach Durchschneidung des Zungenbewegungsnerven (Nervus hypoglossus) ein Geschmacksnerv der Zunge, die Chorda des Nervus facialis, motorische Wirkung auf die Zunge bekommt, so dass jetzt bei Reizung der Chorda die Zunge sich hebt, ein Effect, welcher nach Wiederherstellung des Hypoglossus wieder schwindet. Dieses zeitweilige Vicariiren von Nerven ist gewiss ein auffälliger Grad functioneller Anpassung.

Die Ueberzeugung von der Thatsächlichkeit der directen Anpassung der Knochen an neue Verhältnisse stösst nach meiner Erfahrung auf besonderen Widerstand bei Denjenigen, welche sie selber noch nicht beobachtet haben. Es erscheint daher nicht überflüssig, einen besonders demonstrativen Fall meiner eigenen Beobachtungen zu erwähnen. Er betrifft das Präparat eines nicht geheilten Bruches des Schienbeines. Die beiden Bruchenden des in der Mitte gebrochenen Knochens sind abgerundet und verdünnt; dagegen ist das Wadenbein in ganzer Ausdehnung auf das 6—8fache des normalen Querschnittes verdickt, [15] mit Erhaltung annähernd der normalen Formen und besonders mit ganz normaler, entzündliche Knochenbildung ausschliessender glatter Oberfläche. Die Enden des Wadenbeins sind weniger verdickt, aber so geformt, dass sie vermittelst sehr stark ausgebildeter Bindegewebszüge zwischen ihnen und jedem zugehörigen Ende des Schien-

[1]) Arch. d. sc. physiolog. et nat. 64, S. 59, 1878.
[2]) HERMANN, Handb. d. Physiol., Bd. I, Abth. 1, S. 131.

Digitized by Google

beines den neuen Functionen der Uebertragung des Druckes vom oberen Ende des Schienbeines auf das untere zu genügen vermochten; auch die Structur ist diesen neuen Druckrichtungen angepasst. Derartige Beispiele der Activitätshypertrophie der Knochen und des Bindegewebes werden sich wohl in jeder pathologischen Sammlung vorfinden[1].

E. Pflüger erwähnt ganz allgemein[2]: „Es ist aber eine Thatsache, dass bei grösserem Verlust in Folge verstärkter Arbeit solche Bedingungen entstehen, denen zufolge immer etwas mehr wiedergewonnen wird, als verloren ging, denn der anhaltende stärkere Gebrauch des Organes lässt dasselbe an Masse und Kraft zunehmen."

Mit der Ausdehnung der umgestaltenden Wirkung der functionellen Anpassung auf alle Organe ist implicite auch ausgesprochen, dass alle Gewebe des Körpers, also Ganglienzellen, Nerven, Sinneszellen, Muskel-, Drüsen-, Epithel-, Binde-, Knorpel- und Knochen-Gewebe davon betroffen werden.

Um so weniger ist die Art der Wirkung berücksichtigt worden. Darwin und alle anderen Autoren erwähnen blos, dass vermehrter Gebrauch die Organe vergrössert, verminderter sie verkleinert.

Es scheint indessen lohnend, die Wirkungsweise an den einzelnen Organen zu untersuchen. Es ergiebt sich schon bei blosser Prüfung des gegenwärtig Bekannten ohne besondere daraufhin angestellte Beobachtungen mit grosser Wahrscheinlichkeit das folgende morphologische Gesetz der functionellen Anpassung:

[**16**] »Verstärkte Thätigkeit vergrössert ein Organ blos in derjenigen, resp. denjenigen Dimensionen, welche die Verstärkung der Thätigkeit leisten (s. S. 128).«

Dieses „Gesetz der dimensionalen Activitäts-Hypertrophie" bekundet sich am deutlichsten in dem Verhalten der Muskeln bei Vergrösserung durch verstärkte Inanspruchnahme ihrer Function. Während der Muskel, an Dicke zunehmend, sich nach und nach eventuell bis zum Doppelten seines ursprünglichen Querschnittes ver-

[1] Dieses lehrreiche Präparat wurde später mit in dem grossen Werke Jul. Wolff's „Das Transformationsgesetz der Knochen", Berlin 1892, auf Taf. VII, Fig. 49 durch Lichtdruck abgebildet].

[2] Pflüger's Archiv, Bd. XV, S. 84.

Digitized by Google

grössert, bleibt seine Länge unverändert; wenigstens nimmt sie, wenn überhaupt, nur in so geringem Maasse zu, dass es noch Niemandem aufgefallen ist; und es bestehen Gründe, im Gegentheil eher eine Verkürzung zu erwarten.

Die Vergrösserung hat sich also auf die zwei Dimensionen des Querschnittes beschränkt.

Die mikroskopische Untersuchung eines solchen Muskels zeigt, dass die einzelnen Muskelfasern zwar etwas dicker sind, als an anderen weniger beschäftigten Muskeln desselben Individuums; aber durchaus nicht in dem Maasse, dass die Verdickung des ganzen Organes allein darauf bezogen werden kann; vielmehr findet noch eine Vermehrung der Zahl der Fasern statt. (s. Zielonko, Virchow's Archiv. Bd. 61.) Die erstere Erscheinung, die Vergrösserung der specifischen Elementartheile, der Zellen, wollen wir in Folgendem nach Virchow analytisch als Hypertrophie von der letzteren, von der Vermehrung der Zahl der specifischen Elementartheile oder der Hyperplasie unterscheiden, wenn auch beide meist zugleich vorkommen.

Es hat sich im vorliegenden Falle also die Hypertrophie der einzelnen Muskelfasern auf die beiden Dimensionen des Querschnittes beschränkt, ohne Vergrösserung der dritten Dimension, der Länge. Das Ausbleiben der letzteren Vergrösserung ergiebt sich [17] bei den kurzen Muskeln, deren ganze Länge durch nur eine Faser gebildet wird, ohne Weiteres aus der äusseren Betrachtung. Bei den langen Muskeln, deren Länge durch Aneinanderreihungen von mehreren Muskelfasern sich zusammensetzt, folgt dasselbe gleichfalls aus dem Ausbleiben einer Verlängerung des ganzen Organes; denn diese müsste nothwendig ebenfalls eintreten, wenn die Elementartheile länger würden. Es sei denn, dass letztere entweder ihre relative Lage zu einander änderten, indem sie sich mehr in der Richtung der Länge zusammenschieben, oder dass, entsprechend der Verlängerung der Fasern an einigen Stellen, an den anderen Theilen des Muskels Verkleinerung der Fasern stattfände, beides schon an sich gleich unwahrscheinliche Vorgänge; ganz abgesehen von der damit entstandenen Abweichung von dem Verhalten bei den kürzeren Muskeln. Dass aber die Muskeln die Verstärkung der Thätigkeit mit dem Querschnitt zu leisten haben, bedarf wohl keiner Erläuterung.

Digitized by Google

Warum ordnen sich die neugebildeten Protoplasmatheilchen der Faser blos in die Dimensionen des Querschnittes mit Ausschluss der Länge? Warum thun dasselbe die neugebildeten Muskelfasern?

Abweichungen von diesem typischen Verhalten kommen am Herzen und den anderen Höhlenmuskeln in Blase, Magen, Darm, Gebärmutter etc. nicht selten vor, indem mit der Verdickung auch entsprechende oder nicht entsprechende Verlängerung der Fasern, somit Vergrösserung des umschlossenen Hohlraumes verbunden ist. Gerade das principiell andere Verhalten an diesen Localitäten giebt uns einen bedeutsamen Fingerzeig nach der Ursache der obigen Erscheinung an der Sceletmusculatur[1]).

Ferner ist zum Belege des oben ausgesprochenen Gesetzes anzuführen das Verhalten der Sehnen und Gelenkbänder. Diese werden bekanntlich bei stärkerer Function gleichfalls [**18**] nicht länger, sondern blos dicker. Ersteres würde, wenn es stattfände, sofort die Function vermindern, resp. aufheben. Also auch hier findet blos Anordnung der neuen Molekel und Fasern in der Richtung des Querschnittes statt.

Vielleicht ist auch die ungleiche Dicke der Nervenfasern, wie sie uns jeder Querschnitt eines Nervenstammes oder des Rückenmarkes zeigt, durch ungleich starke Function bedingt, während eine

[1]) Dieser Unterschied ist dadurch bedingt, dass in den Hohlorganen mit der Nöthigung zur Verdickung der Fasern, also mit der Zunahme des Entleerungswiderstandes durch Stauung auch die Menge des zu entleerenden Inhaltes zunimmt.

Bei abnormer Erweiterung der Blutgefässe infolge directer Anpassung an grösseren Bedarf in der Peripherie, z. B. bei Ausbildung eines Collateralkreislaufes oder beim Ureter infolge von Harnstauung ist jedoch die Erweiterung häufig mit erheblicher Verlängerung, mit sehr starker Schlängelung der Gefässe verbunden, obschon die eine Function der Länge des Gefässes: die Flüssigkeit vom Anfangsort zum Endort zu führen, sich nicht geändert hat. Die andere Function der Längsrichtung der Gefässwandung: der Längsspannung der Flüssigkeit zu widerstehen, war aber vergrössert worden. Doch giebt es auch Fälle, in denen bei Erweiterung des Gefässumfanges um das Zwei- bis Dreifache die Schlängelung gering ist, indem die Verlängerung kaum ein Viertel beträgt. Darin spricht sich schon die principielle Verschiedenheit der Ursache des Längs- und des Umfangswachsthums aus; und es liegt nahe zu vermuthen, dass die starke Schlängelung durch zu plötzliche, die dimensional beschränkte Anpassungsfähigkeit zur reinen Erweiterung überschreitende Drucksteigerung bedingt ist. Umgekehrt kann auch die Länge eines Gefässes ohne die Weite desselben sich vergrössern, so die Länge der Art. spermatica int. beim Herabsteigen der Hoden oder Ovarien, der Nieren- oder Milzarterie bei Ren oder Lien mobile.

Digitized by Google

Verlängerung dabei nicht vorkommt; denn man findet in Nervenstämmen keine besonders geschlängelten Fasern. [Diese Vermuthung steht nicht im Widerspruch mit dem interessanten Funde G. SCHWALBE's [1]), dass längere Nervenfasern ein dickeres Caliber besitzen; denn längere Fasern müssen wohl auch stärker erregt werden, um am Ende einen ebenso starken Impuls übertragen zu können als kurze.]

Bei der Hypertrophie der acinösen Drüsen, welche sich in Vermehrung der Zahl sowie in Vergrösserung der Drüsenbeeren äussert, erfolgt [2]) die Hyperplasie wesentlich blos in den beiden Dimensionen der Secretionsfläche, da das Drüsenepithel bei dieser Vergrösserung einschichtig bleibt. Bei den Schlauchdrüsen (z. B. des Magens und Darmes) erfolgt die Aneinanderlagerung der neugebildeten Zellen fast ausschliesslich blos in der Richtung der Länge, während die Verdickung des Schlauches durch die Hypertrophie der Zellen bedingt ist. Da indessen diese Organe in den letzten Stadien der Entwickelung auch schon blos nach diesen Dimensionen gewachsen sind, so kann man sagen, die Weiterbildung erfolge hier einfach nach den vererbten Bildungsgesetzen, wenn man nicht eben die Entstehung dieser Gesetze mit dem vorliegenden Princip in Zusammenhang bringen will.

Die Epidermis vermehrt sich normaler Weise beim Erwachsenen nicht mehr nach den zwei Dimensionen der Fläche, sondern dies geschieht blos in Folge von Substanzverlust und zwar nur so lange, bis der Flächendefect gedeckt ist und ihre Zellen wieder allseitig an gleichartige Zellen stossen; und wenn dies, wie bei Fisteln, nicht geschehen kann, so wachsen sie nach C. FRIEDLÄNDER den ganzen Fistelcanal aus.

Durch jeden anderen Reiz aber werden sie nur zur Vermehrung

[1]) Ueber die Caliberverhältnisse der Nervenfasern, Leipzig 1882.]

[2]) Abgesehen von einer erheblichen aber beschränkten Vergrösserung der Höhe der Zellen wie sie von C. PARTSCH an der thätigen Milchdrüse beobachtet worden ist*). Wir kennen den Mechanismus der Secretion noch nicht genügend, um zu wissen, wodurch die Höhe der Zelle sich an der Thätigkeit betheiligt. Dass sie eine beschränkte sein muss, folgt aus der Beschränkung der Nahrungszufuhr blos von der basalen Fläche aus; je grösser der Stoffverbrauch der Zelle ist, um so niedriger muss die Zelle daher ceteris paribus sein.]

*) „Ueber den feineren Bau der Milchdrüse. Breslauer ärztl. Zeitschr. October 1879. Nr. 20, Sep.-Abdr. S. 5.

Digitized by Google

nach der Einen Dimension der Dicke angeregt, unter gänzlichem Ausschluss der beiden anderen Dimensionen. Nicht [19] aber wirkt der Reiz auch zur stärkeren Vergrösserung nach der Fläche, sodass unter passiver Betheiligung der Lederhaut Faltenbildung entstünde wie im Darmtractus. In letzterem sind die Falten aber auch nicht durch Vermehrung des Flächenepithels, sondern durch Vermehrung der Drüsen bedingt, und wohl nur passiv nachfolgend findet die entsprechende Flächenvergrösserung des Oberflächenepithels und der Schleimhaut statt.

Auch für dieses Beispiel des Epithels lässt sich ein zu berücksichtigender Einwand machen, nämlich der, dass der Widerstand der dicken Lederhaut gegen Faltung durch stärkeres Wachsthum des aufliegenden Epithels wohl ein zu grosser ist. Die Berechtigung dieser Einwände kann nur durch eingehende Specialuntersuchungen für jedes Organ festgestellt werden.

Lockeres Bindegewebe wird bei Dehnung allmählich länger, hypertrophirt in der Einen Dimension der Länge. Dasselbe findet bekanntlich auch am straffen Bindegewebe bei zu langanhaltendem oder übermässigem Zuge statt; während, wie erwähnt, normaliter, d. h. bei blos spannendem, in angemessenen Intermissionen erfolgendem Zug dasselbe blos in dem Querschnitt sich verstärkt.

Die Zapfen der Netzhaut sind in der Fovea centralis des Auges, der Stelle des deutlichsten und am meisten gebrauchten Sehens, am höchsten in der Richtung des einfallenden Lichtes und dabei zugleich schmaler als an den seitlichen Partien des Auges. Es ist vielleicht anzunehmen, dass die stärkere Function dieser Theile durch die grössere Länge geleistet wird und dass die geringere Dicke nur eine Folge der stärkeren Tendenz zur Vermehrung der Zellen durch den stärkeren functionellen Reiz ist. Es würde nicht gegen diese Auffassung sprechen, wenn die bezügliche Verschiedenheit auch schon angeboren würde, da sie wohl vererbt werden könnte, auch wenn sie ursprünglich durch Gebrauch entstanden wäre.

[20] Die Milz und die Lymphdrüsen leisten ihre Function der Bildung von Blutzellen mit allen drei Dimensionen gleichmässig und vergrössern sich dem entsprechend auch bei verstärkter Function

Digitized by Google

nach diesen drei Dimensionen gleichmässig, soweit es bei der Milz der Raum der Umgebung gestattet. Dass in diesen Organen keine Vermehrung der Zellen blos nach bestimmten Richtungen stattfindet, ergiebt sich mit Sicherheit daraus, dass nie in diesen Organen die Zellen in Reihen geordnet sind, wie es sich doch dabei ausbilden müsste, sondern dass die Zellen in hyperplastischen Organen ebenso angeordnet liegen, als in nicht vergrösserten.

Ich will hier nicht weitere Beispiele anführen, insbesondere nicht das interessanteste, ungleiche Verhalten der Blutgefässwandung in den verschiedenen Dimensionen erwähnen, da ich beabsichtige, die zur Sicherstellung des obigen Gesetzes nöthige, auf neue, daraufhin angestellte Beobachtungen sich stützende Specialarbeit selber zu machen. Alsdann werde ich auch auf die charakteristischen Unterschiede der Activitätshypertrophie von der bei einigen Organen vorkommenden Hypertrophie in Folge vermehrter Blutzufuhr, hinweisen.

Am evidentesten tritt das Typische des Gesetzes natürlich an denjenigen Organen hervor, bei welchen die verschiedenen Dimensionen verschiedene Functionen haben und daher mit verschiedenen Umständen sich ändern, so bei der Haut, den Muskeln, Sehnen, Bändern und Gefässen.

Gegenwärtig sehen wir jedenfalls so viel, dass durch die Verstärkung der Function nicht alle Dimensionen der Organe gleichmässig vergrössert werden, auch da, wo, wie bei Muskeln und Bändern, der Raum es verstattete, sondern blos diejenigen Dimensionen, welche die Grösse der Function besorgen. Dabei ist das Verhältniss derartig, dass an denjenigen Organen, deren „specifische Function" durch Eine Dimension besorgt wird, wie [**21**] bei den Sehnen, Drüsen und Nerven, die „Grösse der Function von den beiden anderen Dimensionen vollzogen wird, und dass umgekehrt in den anderen Organen, welche, wie Epidermis, Gefässwandung, Fascien und vielleicht auch die Zapfen der Netzhaut, die specifische Function mit zwei Dimensionen verrichten, die Grösse der Function durch die dritte Dimension bestimmt wird[1]).

[1]) Aus meiner Entgegnung auf ein Referat von W. Krause (Kosmos Bd. 9, 1881, S. 398) sei hier folgende Stelle reproducirt, um eventueller Wiederholung des

Digitized by Google

Die functionelle Hypertrophie bringt also nicht immer „Aehnlichkeitswachsthum", d. h. Vergrösserung nach allen Durchmessern proportional ihrer Grösse hervor, sondern sie bildet durch die eventuelle Beschränkung der Vergrösserung auf eine oder zwei Dimensionen morphologisch neue Charaktere. Dieselben entstehen durch functionelle Hypertrophie, ausserdem auch noch in Folge der ungleichmässigen Vergrösserung der verschiedenen Organe bei gleicher Verstärkung ihrer Function, am meisten aber durch die ungleiche Vertheilung der Hyperfunction auf die verschiedenen Organe des Körpers.

Ist dadurch schon principiell die Möglichkeit zu jeder denkbaren Formwandlung gegeben, so wird diese Möglichkeit noch erleichtert und quantitativ unterstützt durch das entgegengesetzt wirkende Princip, durch die Verkleinerung in Folge der Verringerung der Function,

---

gleichen Irrthumes zu begegnen: „Bei Gelegenheit der Besprechung des von mir aufgestellten Gesetzes von der Beschränkung der Activitätshypertrophie auf bestimmte Dimensionen der Organe ist in dem Referat auch der blossen Verdickung der Knochen ohne Verlängerung derselben bei vermehrtem Gebrauche als eines Beispieles Erwähnung gethan. Dies ist nicht berechtigt. Denn während es bei den mit interstitiellem Wachsthum begabten Weichgebilden, wie z. B. den Muskeln und Bändern höchst auffallend erscheinen muss, dass sich die Vergrösserung dieser Organe bei verstärkter Leistung blos auf die beiden Dimensionen des Querschnittes unter vollkommenem Ausschluss einer Vergrösserung der Längendimension beschränkt, so ist dieser Ausschluss des Längenwachsthums bei den Knochen einfach eine mechanische Nothwendigkeit. Dies ist darin begründet, dass bei dem appositionellen Wachsthum der Knochen nach der Verknöcherung der intermediären Epiphysenknorpel eine Verlängerung überhaupt unmöglich ist, so dass blos seitliche Auflagerung, also Verdickung stattfinden kann. Es wäre aber nicht zu billigen, wollte man auf Grund der äusseren vollkommenen Uebereinstimmung der Wachsthumserscheinungen der Knochen mit denen der Weichgebilde, die Processe beider unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenfassen, da solches, wenn ihm wissenschaftliche Bedeutung zukommen soll, stets auch eine „Gemeinsamkeit der Ursachen" involviren muss. (Weiteres s. II. S. 48).

Schliesslich hat auch die Bemerkung, dass Muskeln und Knochen wahrscheinlich in die Länge wüchsen, wenn oft wiederholte Zugkräfte auf sie wirken, nicht mich zum Urheber. Denn obgleich ich, oder vielleicht gerade, weil ich schon seit Jahren Untersuchungen über die Ursachen des Längenwachsthums dieser Organe angestellt und Hunderte von Messungen zum Zwecke ihrer Erforschung vorgenommen habe, ohne indessen bis jetzt zu einem genügend gestützten Resultate gelangt zu sein, habe ich mich in dieser Frage der Aussprache eines Urtheiles enthalten. Ich urgire dies, weil, soweit ich bis jetzt sehe, gerade die erwähnte Annahme am wenigsten Wahrscheinlichkeit für sich hat. (Kosmos, Bd. 10, 1881, S. 149.) Bezüglich des Weiteren siehe Nr. 8.]

Digitized by Google

durch „Inactivitätsatrophie". In Verbindung mit diesem Princip können nun auch alle möglichen Grössen wieder rückwärts bis zum gänzlichen Schwunde hervorgebracht werden.

Auch die Inactivitätsatrophie zeigt Beschränkung ihrer Wir-
[22] kung auf die die Grösse der Function vollziehenden Dimensionen der Organe, so dass für sie ein Gesetz der dimensionalen Inactivitäts-Atrophie aufgestellt werden muss. Auch hierbei ergeben sich in einigen Organen wieder Unterschiede von der einfachen Atrophie in Folge Verringerung der Blutzufuhr; und ich behalte mir auch hierüber specielle Untersuchung und Nachweise vor.

Damit nun aber durch diese beiden Principien **Umgestaltungen** entstehen, **sind dauernd zwingende Ursachen anderen Gebrauches nöthig,** wie sie für Thiere nur durch embryonale Variationen einiger Theile, welche dann alterirend auch auf die Functionen der anderen wirken oder durch Aenderung der äusseren Verhältnisse gegeben werden, beim Menschen aber auch als dauernd in derselben Richtung wirkender Wille, z. B. in Folge der Wahl des Berufes, vorkommen.

Diese dauernd zwingende Ursache zu bestimmtem anderem Gebrauche ist eine unerlässliche Vorbedingung der umgestaltenden Wirkungen der functionellen Anpassung, und sie muss wohl viele Generationen hindurch gleichmässig anhalten, wenn die Veränderungen auch erblich werden sollen.

Ausser dieser quantitativen, die Gestalt beeinflussenden Wirkung der functionellen Anpassung ist noch hinzudeuten auf eine fast unbeachtet gebliebene „qualitativ" ändernde Wirkung vermehrten und verminderten Gebrauches, auf die Erhöhung resp. Erniedrigung der specifischen Leistungsfähigkeit der Organe.

Zuerst wurde derartiges nachgewiesen von W. Henke und Knorz[1]), welche fanden, dass dasselbe Volumen Muskelsubstanz des rechten Armes (bei Corpsstudenten, die den rechten Arm durch vieles Fechten sehr stark ausgebildet hatten) 20% mehr leisten könne, als vom linken;

[1]) Knorz, Ein Beitrag zur Best. der absoluten Muskelkraft. Diss. Marburg 1865. Henle, Zeitschr. f. rat. Med. (3) XXIV, 1865 u. XXXIII, 1868.

Digitized by Google

[nämlich pro qcm links 7,4, rechts beinahe 9, im Mittel etwas über 8 Kilogramm]. [**23**] Gleichzeitig wurde dasselbe, aber ohne Angabe directer Bestimmungen, von HAECKEL in der oben citirten Stelle ausgesprochen[1]).

Ferner weisen die Untersuchungen von TIEGEL[2]) eine Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit innerhalb einer einzigen kurzen physiologischen Reizperiode des Muskels nach, indem sie ergaben, dass bei gleichen Reizen eine Zeit lang die Hubhöhen, also die Verkürzungen, grösser werden, ehe sie durch Erschöpfung sich verkleinern.

Für die nervösen Centralorgane[3]) scheint die alltägliche Erfahrung das Gleiche zu bestätigen; es weiss Jeder, wie durch jahrelange Uebung mühselig erlernte Bewegungen, etwa beim Spielen musikalischer Instrumente etc., später leicht ausführbar werden, sodass sie schliesslich fast ohne bewusste Innervation als feste Mechanismen von selber sich abspielen, wenn nur der Anfang dazu befohlen worden ist. Man wird hier nicht wohl annehmen können, dass die die Ganglienzellen des Rückenmarkes verbindenden Fasern so viel hundertmal dicker geworden wären, um allein durch Vergrösserung des Querschnittes die Widerstandsabnahme in den Bahnen hervorzubringen, sondern es ist wahrscheinlicher, dass die Verbindungsbahnen neben

[1]) Ein weiteres aber nur scheinbares Beispiel qualitativer Anpassung bietet die Dicke der Sehnen dar. Ich fand, dass bei schwachem Muskel die Sehne etwa $^1/_{30}$, bei den stärksten Muskeln aber (Soleus) blos $^1/_{120}$ der Dicke des Muskels misst (beide Dicken natürlich rechtwinkelig zur Faserrichtung gemessen, was bei den dicken, gefiederten Muskeln nur unter Zerlegung in viele einzelne Stücke möglich ist). Doch beruht diese Erscheinung wohl nicht auf qualitativer Anpassung der Sehnenfasern, denn die einzelne wird wohl nicht stärker gezogen, sondern blos auf dichterer Zusammenfassung der Fasern durch die quer verbindenden Fasern der Sehne, welche bei den dicken Muskeln mehr gespannt werden. Auch findet sich fast dasselbe Verhältniss wie beim Soleus an der Sehne des sog. Supinator longus, da dessen Sehnenfasern durch die Armfascie zusammengedrängt werden, was auch schon beim Soleus selber geschieht. Diese geringere Dicke der Sehne als die des Muskels ist der erste Grund der Fiederung, wozu als zweiter die Ausnützung des Raumes kommt, welche gleichfalls schräge Lage der Fleischfasern zu den Sehnenfasern nöthig macht. Siehe Nr. 4 S. 105; Nr. 8 S. 17 u. 38.]

[2]) TIEGEL, citirt in: HERMANN, Handb. d. Physiologie, Bd. I, S. 135.

[3]) Auch EMIL DU BOIS-REYMOND hebt in seiner, ein halbes Jahr nach dem vorliegenden Buch erschienenen Rede „Ueber die Uebung" hervor, dass die Uebung schwieriger Bewegungen vorzugsweise im Centralnervensystem, weniger in den Muskeln stattfinde, was von Lehrern und Forschern nicht genügend berücksichtigt werde.]

Digitized by Google

gleichzeitiger Vergrösserung ihres Querschnittes auch qualitativ besser leitend geworden sind, und dass die Ganglienzellen relativ mehr Impuls auf eine Anregung produciren.

In gleicher Weise werden auch die Organe unserer Seelenthätigkeit leistungsfähiger durch öfteren und intensiveren Gebrauch, durch Uebung, wie wir sagen.

Alles, was wir körperlich und geistig lernen, ist Product der „functionellen Anpassung"; ohne dieselbe würden wir in keiner Beziehung etwas lernen können.

Und Jeder weiss, wie viel rascher und leichter all- [24] mählich selbst das Lernen, nicht blos die Ausführung des Erlernten wird; was auf eine Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit des ganzen Systemes in Folge vielseitigen Gebrauches hinweist.

Wir sind daher wohl berechtigt, dem obigen morphologischen Gesetz der dimensionalen Hypertrophie für die genannten, activ fungirenden Organe das physiologische Gesetz der functionellen Anpassung hinzuzufügen:

»Durch verstärkte Thätigkeit wird die specifische Leistungsfähigkeit der Organe erhöht«[1]).

Selbstverständlich gilt dies Gesetz, wie alle organischen Leistungsgesetze, blos innerhalb gewisser Grade; und es soll damit auch nicht gesagt werden, dass Ueberanstrengung nicht die Leistungsfähigkeit schwächte.

Ob dieses Gesetz auch für die Sinnesorgane Geltung hat, oder ob die Uebung in der Auffassung und Differenzirung der Sinneseindrücke blos eine cerebrale ist, da ja diese Organe zumeist in gleicher Weise von aussen durch die Eindrücke getroffen werden und bei mangelnder Aufmerksamkeit auf die Eindrücke die Auffassungsfähig-

[1]) Diese Steigerung der qualitativen Leistungsfähigkeit kann in ihrem ersten Anfange vielleicht ohne Bildung einer besseren Structur der thätigen Substanz einhergehen, indem sie blos auf besserer Ausnutzung der vorhandenen Structuren, auf besserer Abfuhr und besseren Ersatz des Verbrauchten, auf Entfernung oder Verbrauch aufgehäufter nicht nöthiger Theile (Fett) beruht.

Eine weitere Erhöhung der qualitativen Leistungsfähigkeit muss dagegen auch mit Verbesserung der thätigen Structur verbunden sein, und ist daher wiederum eine „morphologische" Anpassung.]

Digitized by Google

keit nicht erhöht wird, haben wir schon oben als zur Zeit nicht entschieden hingestellt.

Und ebenso sind wir über die eventuelle Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit der Drüsen, sowie auch der passiv fungirenden Organe: der Knochen und Bänder etc., ohne Kenntnisse. Aber doch ist für Sinnesorgane eine qualitative, mit Erhöhung der Leistungsfähigkeit verbundene Aenderung durch den Act der Function bekannt, welche vielleicht nicht blos als passives Ertragenlernen, als Gewöhnung, sondern activ als Uebung aufzufassen ist. So der Umstand, dass wir anfangs überwältigend starke Sinneseindrücke allmählich nicht blos ertragen, sondern auch unterscheiden lernen, wenn sie unter einander selber wieder an Intensität verschieden sind. Aber es [25] lässt sich auch hier wieder nicht auseinander halten, wie viel von der Uebung central im Gehirn sich ausbildet.

[Dieser die specifische Leistungsfähigkeit steigernden Anpassung der activ fungirenden Organe ist weiterhin das Gesetz gegenüberzustellen:

»Durch längere Zeit verminderte Functionsgrösse wird die specifische Leistungsfähigkeit der Organe herabgesetzt.«

Vielleicht gilt dieses Gesetz und das vorige auch für die passiv fungirenden Organe, für die Binde- und Stützsubstanzen: Bindegewebe, Knorpel und Knochen; wenigstens spricht dafür die Entartung des Gelenkknorpels nicht gebrauchter Gelenke (s. Nr. 18 S. 500) und vielleicht auch die grössere Brüchigkeit der Knochen im Greisenalter].

Für qualitative functionelle Anpassung spricht bei den Drüsen ihr oft beobachtetes Verhalten im Nichtgebrauch, die Herabsetzung der Leistungsfähigkeit bei verminderter Thätigkeit. So hat z. B. neuerdings B. Luchsinger [1]) gefunden, dass nach Durchschneidung der Nerven, deren Reizung Schweissabsonderung an der Hinterpfote hervorruft, in wenigen Tagen die Erregung der Drüsenzellen zur Secretion selbst durch Pilocarpin nicht mehr möglich ist, und er vermuthet wohl mit Recht, dass dies die Folge gesunkener, resp. verlorener Erregbarkeit der Drüsenzellen ist. [Diese Angabe wurde auf Grund der Einsprache anderer Autoren und eigener Wiederholungen von ihrem Urheber zurückgenommen; doch zeigen Hungerversuche die Schwächung der

[1]) Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 15.

Digitized by Google

Verdauungsdrüsen bis zu deutlichen structurellen Veränderungen der Zellen, an welchen freilich auch der Nahrungsmangel selber einen directen Antheil haben kann.]

Für Nerven und Muskeln ist eine Herabsetzung der Erregbarkeit durch längere Unthätigkeit jedem Arzte bekannt; und die pathologische Anatomie weist in hochgradigen Fällen durch Umstände erzwungener Unthätigkeit neben dem Schwund auch noch structurelle Veränderungen durch Vorhandensein von Fettkörnchen in den Muskelfasern nach.

Ausserdem dürfen wir dem Leser den merkwürdigen Fund von C. K. Hoffmann[1]) und von Sigm. Exner[2]) nicht vorenthalten; diese Autoren sahen im Gegensatz zu Schiff und zu Colasanti nach Durchschneidung des Riechnerven des Frosches fettige Degeneration und entweder nachfolgende Atrophie oder Verlust der specifischen Eigenschaften des Riechepithels eintreten.

Ueber den Grad der qualitativen Aenderungen durch vermehrten Gebrauch, insbesondere darüber, ob die Erhöhung der specifischen Leistungsfähigkeit eine stetig fortschreitende ist oder, wie wahrscheinlicher, nach kurzer Uebung eine maximale Höhe erreicht, womit ihre Bedeutung für die allmähliche Diffe- [**26**] renzirung der Organe nur eine sehr geringe sein würde, vermögen wir keine entscheidenden Beobachtungen anzuführen. Einiges Theoretische für oder wider wird sich noch aus den folgenden Betrachtungen ergeben.

Mag auch die Wirkung der qualitativen functionellen Anpassung eine beschränkte sein, immerhin ergiebt sich, dass sowohl sie als auch die quantitative functionelle Anpassung von der grössten Bedeutung für die thierischen Organismen sind, da letztere ohne diese functionellen Anpassungen ewig auf der Stufe des Angeborenen, Vererbten stehen bleiben würden. Wir müssten dann in allen unseren Fähigkeiten und Leistungen wie neugeborene Kinder bleiben; und das so berechtigte Wort Schiller's im Wallenstein: „Es ist der Geist, der sich den Körper schafft" hätte keinen Sinn.

[1]) Diss. inaugur. Amsterdam 1866.

[2]) Wiener Sitzungsberichte, Bd. 63, Abth. II u. Bd. 65, Abth. III.

Digitized by Google

2. Functionelle Selbstgestaltung der zweckmässigen Structur.

Nachdem kurz in analytischer Weise die umbildenden Wirkungen vermehrten oder verminderten Gebrauches besprochen worden sind, müssen wir eine Gruppe von Gestaltungen anführen, welche sich in ihren Ursachen diesen Veränderungen auf das engste anschliessen und auch in Bezug auf ihre Erblichkeit viel Gemeinsames mit den erwähnten Erscheinungen haben.

Während die bisher besprochenen Erscheinungen der Wirkung der Häufigkeit und Intensität des Gebrauches von der Physiologie mit wenigen Ausnahmen unverdient vernachlässigt worden sind — wohl weil sie zumeist nicht in der Kürze des physiologischen Experimentes ablaufen und zu beobachten sind, sondern erst im Laufe von Jahren genügend hervortreten und zum Theil nur auf statistischem Wege festgestellt werden können — obgleich sie, als alle quantitativen Verhältnisse im Körper bestimmend, physiologisch von der grössten Bedeutung sind; so sind die jetzt zu besprechenden Erscheinungen von den Ver- [**27**] tretern der Descendenzlehre bisher gänzlich unberücksichtigt geblieben, trotzdem sie gerade für diese Lehre von principiell entscheidender Wichtigkeit sind.

Es sind Erscheinungen, welche mit den vorhergehenden unter dem gemeinsamen Namen functionelle Anpassung zusammengefasst werden können. Das bisher Besprochene stellte die Wirkung der Quantität der Function auf die äussere Gestalt und auf die Qualität der Organe dar. Die nun folgenden Erscheinungen zeigen uns die Wirkung der Function für die innere Gestalt, für die „Structur" der Organe.

Da wir auch das diesen Erscheinungen zu Grunde liegende Princip als ein direct das Zweckmässige durch den Act der Function hervorbringendes kennen lernen werden, so können wir sie beide auch als **„Principien der functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen"** zusammenfassen, ersteres als die äussere Gestaltung, letzteres als die innere Gestaltung der Organe beeinflussend. Daraus ergiebt sich von selber, dass beide in inniger Wechselbeziehung stehen müssen.

Digitized by Google

Die ersten hierher gehörigen Beobachtungen verdanken wir HERMANN MEYER[1]), welcher erkannte, dass die normale schwammige (spongiöse) Substanz der Knochen eine ganz bestimmte Architectur besitzt, welche an jeder Stelle genau die Linien stärksten Druckes oder Zuges, dem das Organ ausgesetzt ist, darstellt. Indem so die Knochenbälkchen überall blos in den Richtungen stärksten Druckes und Zuges verlaufen, wird mit dem geringsten Materialaufwand die grösstmögliche Festigkeit erreicht, genau in der Weise, wie dies die moderne constructive Technik zu verwirklichen sucht. Erweitert wurden unsere bezüglichen Kenntnisse dann von J. WOLFF[2]), H. WOLFERMANN[3]), [28] K. BARDELEBEN[4]), MERKEL[5]), AEBY[6]) und P. LANGERHANS[7]) und so auf fast alle Knochen des menschlichen Körpers und einiger Säugethiere ausgedehnt. [Bei den Vögeln fand WILL. MARSHALL[8]) im Schnabel, H. STRASSER[9]) in den Rumpf- und Extremitätenknochen statische Structur.]

J. WOLFF[10]) entdeckte darauf zuerst und KÜSTER[11]) und MARTINY sowie L. RABE[12]) bestätigten, dass derartige Structurverhältnisse sich auch unter ganz neuen, abnormen Verhältnissen, den neuen statischen Verhältnissen entsprechend, z. B. bei schief geheilten Knochenbrüchen und in rhachitisch verbogenen Röhrenknochen ausbilden. Daraus geht hervor, dass diese Bildungen nicht feste, vererbte zu sein brauchen, sondern sich nach den jeweiligen Verhältnissen selbst erzeugen können. Da die statische Knochenstructur erst nach den ersten Lebensjahren sicher erkennbar sich ausbildet[13]), so lässt sich über ihre

1) HERM. MEYER, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1867.

2) J. WOLFF, Berliner klin. Wochenschrift, 1868, und VIRCHOW's Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 50, 1870, u. Bd. 61, 1874.

3) H. WOLFERMANN, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1872.

4) K. BARDELEBEN, Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule, Jena 1874.

5) VIRCHOW's Archiv, Bd. 59, S. 237.

6) AEBY, Centralblatt f. d. med. Wiss., 1873.

7) VIRCHOW's Archiv, Bd. 61, S. 229.

8) W. MARSHALL, Ueber die knöchernen Schädelhöcker der Vögel. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. I, Heft 2, 1872.

9) H. STRASSER, Ueber die Luftsäcke der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. III, 1877.

10) Archiv f. klin. Chir. v. LANGENBECK, Bd. 14, 1872, S. 270.

11) Sitzgsber. d. Würzburger phys. med. Ges., 1872.

12) HIS u. BRAUNE, Zeitschr. f. Anat., Bd. I, 1876, S. 121.

13) Genaueres siehe Nr. 9 S. 148 und 157 Anm.

Digitized by Google

eventuelle erbliche Uebertragbarkeit ohne besondere daraufhin gerichtete Untersuchungen nichts aussagen[1]).

Ferner ist hierher gehörig eine Mittheilung, welche Prof. K. Bardeleben vor zwei Jahren mir machte, und die ich mit seiner Erlaubniss hier anführe. Er sprach die Vermuthung und die Wahrscheinlichkeit aus, dass auch in den Fascien, den Häuten, welche die Muskeln einhüllen, die Fasern, wie in den Knochen die Bälkchen, die Richtungen stärksten Zuges einnähmen. Da der genannte Autor noch nicht dazu gekommen ist, die beabsichtigte eingehende Untersuchung anzustellen[2]), so habe ich, ohne den speciellen Mittheilungen

[1]) Siehe auch Jul. Wolff's zusammenfassendes Werk: Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892, 152 Seiten, 12 Tafeln.

[2]) Die bezügliche Abhandlung Bardeleben's erschien im Jahre 1881 unter dem Titel „Muskel und Fascie" in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XV. S. 390—417.

Sie behandelt jedoch das Thema in wesentlich anderer als der hierher bezüglichen Weise, da der Autor den Begriff der Fascie vollkommen umdefinirt. Er sagt S. 416: „Morphologisch betrachtet sind die Fascien im Wesentlichen Fortsetzungen der Muskeln, also mit den Sehnen oder „Aponeurosen" in eine Linie zu stellen". Ich fasse dagegen als die specifischen Fascienfasern (von fascia, die Binde) diejenigen Bindegewebsfasern auf, welche ganz oder annähernd „quer" zu den Muskelfasern stehen und daher geeignet sind, diese Muskelfasern zusammenzuhalten, „zusammenzubinden"; während die in der Richtung der Muskeln verlaufenden Bindegewebsfasern in der That Sehnenfasern darstellen. Die Richtung der letzteren ist einfach mechanisch durch den Muskelzug bedingt; dagegen werden durch die Verdickung des Muskels bei der Contraction in dem den Muskel umgebenden Bindegewebe Fasern in unendlich vielen Richtungen gespannt, von denen aber blos die am stärksten gespannten, rechtwinkelig zu den Sehnenfasern stehenden Fasern stärker ausgebildet sind. Darin spricht sich eben eine Ausbildung der widerstehenden Theile fast blos in den Richtungen stärkster Beanspruchung und somit eine Zerfällung der Einwirkungen auf rechtwinkelige Componenten, wie bei den Knochen, aus. (Siehe Nr. 4 S. 189 und Nr. 7.)

Auch die stark schief verlaufenden Fascienfasern in der Nähe des Knie- und Ellenbogengelenkes haben die Richtung stärksten Zuges; sie sind aber nicht blos durch die Verdickung und das Vorspringen der Muskeln, sondern zugleich durch die mit der Thätigkeit dieser Muskeln stets verbundene Aenderung der Lage der in dem Gelenke verbundenen Glieder bedingt.

Die **Aponeurosis palmaris** und **plantaris** des Menschen hat dagegen andere Bedeutung und derselben entsprechende Structur erlangt. Sie dienen einmal, indem sie gegen die Knochen befestigt sind und sehr viele Fasern in die Haut abgeben, als Mittelglied zur Befestigung der Haut gegen die Scelettheile und finden sich an denjenigen Stellen des Körpers, mit denen wir vorzugsweise Arbeit an der Aussenwelt leisten. Diese Stellen sind aus bestimmten Gründen concav geformt und mit anderen Organen, Sehnen, Nerven, Muskeln, bedeckt, so dass die Haut nicht direct

Digitized by Google

desselben irgendwie vorgreifen zu wollen, mich durch eigene Beobachtung wenigstens soweit von der Richtigkeit überzeugt, um dies hier bestätigen und verwerthen zu können. Ich muss noch hinzufügen, dass Prof. H. Meyer vor einem Jahre denselben Gedanken und die Absicht gegen mich äusserte, von diesem Gesichtspuncte aus [**29**] Untersuchungen auf alle bindegewebigen Bildungen auszudehnen[1]). Ohne den Publicationen auch dieses Autors vorgreifen zu wollen, spreche ich blos aus, dass ich diese Absicht für sehr berechtigt halte, denn warum sollte z. B. nicht auch schon die Richtung der Sehnenfasern oder der Fasern des Lig. interosseum antibrachii etc., welche immer der Richtung des Zuges entsprechen, in der gleichen Weise aufgefasst werden[2])?

durch auf dem nächsten Wege verlaufende Fasern sich an den unterliegenden Knochen so fest befestigen kann, als es zu dieser Funktion nöthig ist; daher wurde eine die Höhlung überspannende feste Lage durch Individualauslese gezüchtet, was jedoch durch die Praeexistenz der sehnigen Ausbreitung des Musculus palmaris longus resp. des Musculus plantaris sehr erleichtert war. Ohne die Herrichtung dieses Mittelgliedes würden wir bei der Leistung kräftiger Arbeit in unserer Haut hin- und herrutschen, wie es geschieht, wenn wir versuchen, uns auf die Rückenseite der Mittelhand schräg zu stützen. Diese Fascien stellen also besondere Ligamenta cutanea dar; deswegen ist die Aponeurosis palmaris ebenso wie gewöhnlich entwickelt, auch in den Fällen, wo ihr Muskel, der M. palmaris longus fehlt*). Die Fascia plantaris hat ausser der Fixation der Haut der Fusssohle gegen das Fussscelet noch die Functionen, beim Stehen auf planem Boden die Abplattung der Wölbung des Fussscheletes zu verhindern und, was noch viel wichtiger ist, dasselbe auch beim Absprung zu thun, indem sie letzteren Falles die Kraft der Wadenmuskeln direct auf den vorderen Fussrand überträgt und so zugleich bewirkt, dass die ganze Dicke der das Gewölbe bildenden Knochen rein auf Druck (nicht wie es ohne diese Fascie der Fall sein würde, an der Platarseite auf Zug) beansprucht wird, was die Widerstandsfähigkeit des Gewölbes sehr erhöht. Und beim Aufsprung findet wesentlich dieselbe Function in umgekehrter Richtung statt.

Soweit auch an den Fingern die directe Befestigung der Haut an den Knochen durch die Zwischenlagerung der Sehnen unmöglich ist, dient die Sehnenscheide als Mittelglied.]

[1]) Dies ist geschehen in der Arbeit seines Schülers Louis Thürler: Studien über die Function des fibrösen Gewebes. (Diss. inaug. Zürich 1884.) Diese Abhandlung enthält jedoch viel Irrthümliches und verwerthet nicht die in diesem Buche aufgestellten structurbildenden Principien, sondern arbeitet nur mit grobmechanischen Wirkungen, deren Antheil an den Gestaltungen zugleich überschätzt wird.]

[2]) Zerfällung vielfacher Beanspruchungsrichtungen auf zwei Richtungen stärkster Beanspruchung bekundet sich ausser in den Fascien auch in den beiden

*) Bezüglich der Fascia palmaris siehe auch Grapow, Arch. f. Anat. u. Phys. anat. Abth., 1887. S. 143.

Digitized by Google

Eines der lehrreichsten Beispiele dieser Verhältnisse erscheint mir die bekannte Faserung des Trommelfelles darzubieten, indem

schräg sich kreuzenden Fasersystemen der Annuli fibrose der **Zwischenwirbelscheiben.** Diese Fasern werden bei Torsion der Wirbelsäule nach rechts oder links abwechselnd gespannt (z. B. beim Umdrehen des Oberkörpers gegen die ruhenden Beine); hauptsächlich aber und gleichzeitig werden sie gespannt durch die Deformation des Nucleus pulposus der Scheiben bei der Belastung. Da dieser Nucleus für die grobe Gewalt der Last der oberen Theile des Rumpfes und der Spannung der Muskeln leicht bildsam ist, wird er bei gerader Belastung breit gedrückt und spannt so die Annuli fibrosi wie eine von ihnen umschlossene gepresste Flüssigkeit. Beim Biegen der Wirbelsäule weicht er zum Theil nach der Seite der Convexität aus und vertheilt den Druck wieder wie eine gepresste Flüssigkeit auf die ganze ihn begrenzende Fläche gleichmässig. Daher wird auch hierbei der ganze mittlere Theil des Wirbels gleichmässig gedrückt; während eine einfache elastische Scheibe, als welche die Zwischenwirbelscheiben bisher aufgefasst wurden, bei Biegung der Wirbelsäule den Druck fast blos auf die Seite neben der Concavität bringen und zwar am stärksten am Rande des Wirbels fortpflanzen würde, so dass bei jeder starken Biegung der Wirbelkörper daselbst zertrümmert werden würde. Die Zwischenwirbelscheiben fungiren also in dieser Hinsicht wie hydraulische Pressen und bewirken dadurch, dass die Wirbel bei jeder Stellung der Wirbelsäule auf dem ganzen Querschnitt oder auf einem grossen Theil desselben fast gleichmässig gedrückt und dabei am Rande durch die gespannten Annuli fibrosi auf Zug in Anspruch genommen werden. Dementsprechend sah ich, dass bei Scoliose, so lange diese Scheiben erhalten sind, die primären Druckbälkchen des Wirbels stets rechtwinkelig zu der diesen Scheiben anliegenden Knochenfläche stehen, auch wenn die Wirbelkörper schon keilförmig sind; während nach Schwund dieser Scheiben an der Concavität von den Berührungsstellen zweier Wirbelknochen aus schiefe, divergirende Knochenbälkchen in den Wirbel hinein sich vorfanden, entsprechend der Ausbreitung des Druckes von der kleinen directen Berührungsfläche aus (s. II S. 49).

Noch typischer und wichtiger als die Structur der Fascien ist, wie ich ermittelt habe, die Structur des **Perimysium internum.** Wohl jeder Präparant hat beim Auseinanderziehen der groben Muskelfaserbündel zwei schräg sich kreuzende Fasersysteme wahrgenommen. Dieselben werden durch Bindegewebsfasern gebildet, die von jeder Muskelfaser ausgehen und parallel der Faser verlaufend zu den Muskelfasern der Umgebung sich begeben, um sich an sie resp. an ihre Sehnenfaser anzusetzen. Sie bewirken, dass jede einzelne früher oder stärker als die Fasern der Umgebung sich contrahirende Muskelfaser Zug auf diese anderen Muskelfasern ausübt und dadurch wohl die Contraction derselben regulirt und gleichmässig macht. Bei passiver Bewegung der Glieder bewirken sie die gleichmässige Vertheilung der passiven Dehnung des Muskels auf seine einzelnen Fasern. Genaueres ist erst noch zu ermitteln. Sie verhindern somit, dass die Muskelfasern sich der Länge nach gegeneinander verschieben, verhindern also die Abscheerung. Da diese, von jeder Muskelfaser zur benachbarten anderen in distaler und proximaler Richtung verlaufenden Bindegewebsfasern somit ein der Abscheerung nach beiden Richtungen widerstehendes System darstellen, so bezeichne ich zwei solche wechselseitige Verbindung herstellende Fasern als „Abscheerungsfaserpaare". Solche finden sich auch in der Schwanzflosse des Delphin unter anderen Verhältnissen (s. Nr. 7 S. 92).]

Digitized by Google

dieses in seinen beiden Hauptfaser-Systemen, dem radiären und dem circulären, blos diejenigen Richtungen insubstantiirt zeigt, welche bei den Schwingungen desselben die stärkste Dehnung auszuhalten haben; dabei ist noch ein drittes System deutlich ausgebildet, welches die Schwingungen des Trommelfelles auf den eingefügten langen Fortsatz des Hammers überträgt und auch wieder die hierzu günstigste Richtung der stärksten Spannung, d. h. rechtwinkelig zum Fortsatz des Hammers darbietet. [Die Fassung dieses letzteren Satzes ist nicht ganz richtig, sondern es muss heissen: Im Bereiche des „Verlaufes" des dem Trommelfell eingefügten langen Fortsatzes des Hammers ist das radiäre Fasersystem von der radiären Richtung abgelenkt in der günstigsten Richtung zur Uebertragung der Schwingungen auf den Fortsatz, also wiederum in der Richtung stärkster Spannung gleich den Radiärfasern, welche an das freie „Ende" des Fortsatzes sich anheften.]

[Eine der Function angepasste typische, aber einfachere Structur haben auch die Semilunarklappen des Herzens, weniger die Klappen der Venen[1]).]

Ausser bei diesen beiden passiv fungirenden Organsystemen erkennen wir vergleichbare und aus denselben Ursachen ableitbare Structurverhältnisse bei dem dritten mechanisch fungirenden, aber activ thätigen System der Muskeln. Bei den Sceletmuskeln erscheinen die Verhältnisse einfach, auf den ersten Blick beinahe selbstverständlich einfach; sie sind es aber doch nicht überall; und ich will mir besondere Mittheilungen darüber auf die Beendigung einer speciellen daraufhin gerichteten Untersuchung aufsparen.

Von den glatten Muskelfasern dagegen ist längst bekannt, dass sie in den cylindrischen Hohlorganen, wie Darm, Harnleiter, Blutgefässen etc., blos in zwei Richtungen geordnet vorkommen: in der Längs- und in der Querrichtung, den Richtungen leistungsfähigster Function; und wir haben daher ein [**30**] Recht, sie als hierher gehörig zu betrachten. Das Gleiche gilt von den blasenförmigen

[1]) B. Luchsinger, Zur Architectur der Semilunarklappen. Pflüger's Arch. f. Physiol., Bd. 34, 1884, S. 291—292.

Digitized by Google

Organen: bei ihnen verlaufen die Fasern blos in äquatorialer und meridionaler Richtung, wiederum den Richtungen stärkster Leistungsfähigkeit.

Auch von den Organen mit quergestreiften Muskeln gehört eines hierher, das Herz, dessen Faserrichtung bei derartiger Betrachtung, nachdem einmal das Princip festgestellt ist, uns belehrende Rückschlüsse über die Art seiner Function und die Richtungen der grössten Leistungen bei der Action zu gestatten verspricht[1]); [ferner ist zu nennen der Magenmuskel der Vögel und die mit drei rechtwinkelig zu einander stehenden Muskelfasersystemen ausgestattete Zunge der Säuger].

Alle diese Bildungen in Knochen-, Binde- und Muskelgewebe hätte die Auslese aus formalen Einzelvariationen nach Darwin nie in solcher Regelmässigkeit und Vollkommenheit hervorbringen können, da hier schon Tausende zufällig in dieser Weise zweckmässig geordneter Fasern resp. Bälkchen nöthig gewesen wären, um nur den geringsten im Haushalte bemerkbaren und durch die Auslese züchtbaren Vortheil durch Materialersparniss hervorzubringen und da bei Hungersnoth gerade diese Theile (abgesehen vom Herzen) in Folge ihres geringen Stoffwechsels am

[1]) In den Vorhofswandungen des Herzens ist die rechtwinkelige Anordnung der Fasersysteme, zumal in dem Herzohre, noch deutlich ausgeprägt. In den Ventrikelwandungen dagegen machte der hier producirte hohe Druck bei der flüssigen Beschaffenheit des Inhaltes eine vollkommene Zerfällung auf rechtwinkelige Componenten unmöglich, da eine dabei leicht mögliche geringe Verschiebung der Fasern des einen Systemes gegen das andere auch nur an einer kleinen Stelle bei dem starken, nach allen Richtungen gleichen Druck rasch durch Selbststeigerung zur Aneurysma-Bildung führen musste. Desshalb wurde durch Auslese netzförmige Verbindung der Muskelfasern und Vorhandensein von Fasern in allen Richtungen der Wandungsfläche an jeder Stelle der ganzen Dicke gezüchtet; letzteres am gleichmässigsten an dem sackförmigen linken Ventrikel infolge dieser Gestalt und infolge der Selbstbefestigung desselben an der Umgebung der Ausflussöffnung, weniger gleichmässig, d. h. schon mit stärkerem Ueberwiegen rechtwinkelig zu einander stehender Systeme an dem rechten Ventrikel, infolge seiner noch etwas schlauchförmigen Gestalt. Zugleich musste dafür gesorgt werden, dass in jedem Momente der Contraction die Dicke der Wandung an jeder Stelle proportional der Ringspannung, also proportional der jeweiligen Grösse der Peripherie wird, was beim linken Ventrikel Zunahme der Wandungsdicke von der Spitze gegen die Ostien und Ablauf der Contraction in derselben Richtung unbedingt nöthig machte.]

Digitized by Google

spätesten leiden würden, viel später als die anderen lebenswichtigeren Organe mit grösserem Stoffwechsel.

Alle diese Bildungen können deshalb nicht durch Auslese aus formalen Einzelvariationen, wie sie die Grundlage der DARWIN'schen Lehre bilden, hervorgehen, sondern blos von „gestaltenden Reactionsqualitäten" der betreffenden Gewebe abgeleitet werden, welche das Zweckmässige bis ins Einzelnste hinein direct gestalten; von solchen Qualitäten, wie wir sie in dieser Schrift vertreten und in den folgenden Kapiteln in der Nothwendigkeit ihrer Entstehung und der Thatsächlichkeit ihres Bestehens darzulegen beabsichtigen.

Die bezüglichen Bildungen der bindegewebigen Organe und der aus den glatten Muskelfasern gebildeten Häute werden schon [**31**] angeboren, und könnten daher leicht als Beweise für die Erblichkeit der functionellen Anpassungen angesehen werden. Wir werden aber bei der speciellen Untersuchung der Erblichkeit erkennen, dass dieser Schluss trotz dieses angeborenen Vorkommens nicht ohne Weiteres gezogen werden darf.

Ausser diesen statischen Anpassungen der inneren Structur der Stützorgane und den dynamischen der Muskelfaser-Gebilde an die Richtungen der höchsten Leistung, welche mit dem Minimum von Material das Höchste zu leisten vermögen, ist noch eine Gruppe von Gestaltungen zu nennen, welche denselben Charakter in Bezug auf die Leistung hat, und sich blos dadurch von den anderen unterscheidet, dass die Kräfte, an welche hier Anpassung stattfindet, nicht statische und auch nicht so einfach dynamische, sondern viel complicirtere hydraulische, in specie hämodynamische sind, da es sich um die Gestalt des Lumens der Blutgefässe handelt.

Das Thatsächliche dieser Verhältnisse ist im Allgemeinen Folgendes (s. Nr. 1 u. 2): Das Lumen der Blutgefässe zeigt am Ursprung jedes Astes nicht die cylindrische Gestalt, wie im Verlaufe des Gefässes, sondern die eigenthümlich conische Gestalt, welche ein ungehemmt aus der seitlichen runden Oeffnung eines durchflossenen Cylinders ausspringender Strahl von selber, d. h. zufolge der in ihm wirkenden hydraulischen Kräfte annimmt; und diese Gestalt ändert sich bei den Blut-

Digitized by Google

gefässen mit den gleichen Umständen und genau in der gleichen Weise, wie die Gestalt solches frei ausspringenden Strahles; diese Aenderung erfolgt daher mit der Aenderung der Grösse des Neigungswinkels des Astes zum durchflossenen Rohre, mit der Stärke des Astes im Verhältniss zur Stärke des Stammes etc.

Dies schliesst zugleich ein, dass der Astursprung dieser Blutgefässäste aus ihrem Stamme in derjenigen Richtung erfolgt, [**32**] welche als die Resultante aus der Stromgeschwindigkeit und der Grösse des Seitendruckes sich ergiebt; und aus dieser Ursprungsrichtung biegt gewöhnlich der Ast erst und zwar allmählich zu derjenigen Richtung um, welche ihn an den Ort seines Verbreitungsbezirkes führt.

Wenn ferner ein Arterienstamm Aeste abgiebt, welche stärker als $^2/_5$ des Durchmessers des Stammes sind, so erfährt dabei der Stamm selber eine Ablenkung nach der entgegengesetzten Seite, und diese Ablenkung wächst wieder entsprechend den hydraulischen Verhältnissen mit der Grösse des Astursprungswinkels und mit der Stärke des Astes im Verhältniss zur Stärke des Stammes.

Alle diese Einrichtungen haben zur Folge, dass die Verbreitung des Blutes im Körper an den unzähligen Verästelungsstellen unter der geringsten Reibung erfolgt, dass also der Betrieb der Circulation mit einem Minimum von lebendiger Kraft und von Wandungsmaterial ermöglicht ist.

Ihnen sind noch einige längst bekannte und im gleichen Sinne wirkende Eigenschaften der Gestalt des Blutgefässlumens anzuschliessen, so die vollkommene Glattheit der Innenwandung, die cylindrische Beschaffenheit des Lumens im Verlauf der Gefässe und vor allem die Ausbiidung von Hauptbahnen in der netzförmigen Anlage.

Alle diese Eigenschaften werden schon angeboren; und abgesehen von den Richtungsverhältnissen bilden sie sich auch unter abnormen Verhältnissen mehr oder weniger von selber aus und weisen dadurch auf das Vorhandensein einer ganz wunderbaren Eigenschaft der Blutgefässwandung hin. Die Letztere muss nämlich, um zu ermöglichen, dass der Blutstrahl durch die in ihm enthaltenen Kräfte die geschilderten Verhältnisse überall von selber gestaltet, die Eigenschaft haben, blos der kräftigen Blutspannung Widerstand zu

Digitized by Google

leisten, dagegen den feinsten Flüssigkeitsstössen durch Anprall vollkommen nachzugeben.

[**33**] Wenn die Blutgefässwandung diese Eigenschaften hat, so ergeben sich alle angeführten und auch die der Kürze halber hier nicht erwähnten, aber gleichfalls in der oben genannten Schrift beschriebenen Gestaltungen ganz von selber!

Andererseits hat aber auch die Blutgefässwandung an den Stellen, wo es für den Organismus nöthig ist, die Fähigkeit, selbst dem stärksten Flüssigkeitsstoss zu widerstehen, womit das Wunderbare ihrer Eigenschaften noch bedeutend vermehrt wird. Und doch erscheint es naturgemässer, diese drei Eigenschaften, welche für todte Substanz sich widersprechen würden, der lebenden Wandung zuzuschreiben, als jede einzelne der Millionen Verästelungsstellen durch formale Einzelgesetze entstehen zu lassen, womit auch die Ausbildung der gleichen Einrichtungen in abnormen neuen Verhältnissen, nach Unterbindung von Arterien etc., keine Erklärung fände. Aus diesem letzteren Verhalten folgt wieder, wie bei den vorher besprochenen Bildungen, dass die bezüglichen Gestaltungen nicht durch Einzelvariation und Auslese entstanden und gezüchtet worden sein können; ganz abgesehen davon, dass diese Züchtung wiederum auch gar nicht möglich gewesen wäre, da das zufällige Vorkommen einiger derartiger Variationen im Kampfe ums Dasein absolut nichts genützt haben würde, und ausserdem ein zufälliges Vorkommen solcher Formen bei der Feinheit derselben, gegen welche die Architectur der Knochenspongiosa balkengrob ist, durchaus in das Bereich der Unwahrscheinlichkeit gehört, denn die Charaktere am Astursprungskegel sind so feine, dass sie beim Abzeichnen durch eine Abweichung von nur Strichbreite oft ganz verloren gehen[1]).

[1]) Diesen sichtbaren functionellen Structuren schliessen sich wohl noch unsichtbare, durch den atomistischen, molecularen und supramolecularen Aufbau bedingte **functionelle Metastructuren** (s. Nr. 17 S. 19) an. Solche können wir blos aus den Leistungen erschliessen; so z. B. beim **Bindegewebe.** Das Sehnengewebe enthält über 60% Wasser, hat aber trotzdem die Zugfestigkeit fast des weichen Eisens und rechtwinkelig zur Faserrichtung eine sehr erhebliche Druckfestigkeit, an welcher allerdings die Zugfestigkeit erheblich betheiligt ist, indem der Druck sich grossen Theils in Zug umsetzt. Trotz dieser grossen Festigkeit hat eine zehnmal so

Digitized by Google

So weisen auch diese Gestaltungen wieder auf das Vorhandensein von gestaltenden Qualitäten im Organismus hin, welche auf die Einwirkung functioneller Reize das Zweckmässige in höchster denkbarer Vollkom- [**34**] menheit direct hervorzubringen, direct auszugestalten vermögen.

lange als dicke Sehne nicht einmal so viel Strebfestigkeit, also Biegungsfestigkeit, um bei aufrechter Haltung der Sehne nur ihr eigenes Gewicht tragen zu können; dies könnte man geneigt sein, allein von der Zusammensetzung aus ausserordentlich feinen Fasern abzuleiten bei ungenügender Verbindung derselben gegen seitliche Verschiebung s. Abscheerung (s. Nr. 7 S. 113). Doch sprechen andere Verhalten dafür, dass auch jede einzelne Primitivfaser noch eine besondere, ihrer Function, Zugwiderstand zu leisten, angepasste Structur hat:

Beim Trocknen wird nämlich eine Sehne nicht kürzer, sondern blos dünner, beim Quellen (in schwacher Essigsäure) wird sie nicht länger, sondern blos dicker und (durch Schlängelung ihrer Fasern) etwas kürzer. Also die Längsdimension der Bindegewebsfaser ist unveränderlich; die specifischen Molekel sind also in der functionellen Richtung so fest verknüpft, dass beim Trocknen kein Wasser heraus, beim Quellen keines hinein kann, so dass also in dieser Dimension wohl überhaupt keine Wassermolekel als solche zwischen gelagert sind. Diese specifische, der dimensionalen Function angepasste unsichtbare Structur kann man als „dimensionale functionelle Structur" der Bindegewebsfaser bezeichnen. Betrachtet man ferner z. B das Kniegelenk eines gekochten oder gebratenen Vogels, so sind die gespannten Seitenbänder des Gelenks noch fest, nicht in Leim verwandelt, auch wenn ringsum alles Bindegewebe in Leim verwandelt ist; gespanntes fungirendes Bindegewebe wird also beim Kochen nicht in Leim verwandelt. Dies bekannte Verhalten hat Rollett (Wien. Sitzungsber. 1862) direct experimentell geprüft, indem er Sehnen, durch einen Stahlbogen spannte und kochte. Allmählich, aber sehr langsam werden solche straffen Bänder auch in Leim verwandelt, aber unter Ablösung vom Knochen und dadurch bedingte Entspannung; wahrscheinlich geht hier die Verwandlung von der stets etwas gebogenen Befestigungsstelle des Bandes am Knochen, speciell von der concaven Seite derselben aus, die weniger gespannt ist, als die convexe Seite. Ferner bekommt, wie ich sah, eine in schwacher Essigsäure gequollene durchscheinende Sehne sofort wieder ihren früheren Atlasglanz, wenn man sie etwas dehnt; ihre Molekel sind also durch die Quellung blos etwas verschoben und erlangen daher bei Zug sogleich ihre normale Anordnung wieder. Während so also die Bindegewebsfaser in der functionellen Richtung einen besonders festen Molecularverband haben muss, aus dem nach dem Tode nichts aus- und in den nichts eintreten kann, schrumpft eine lebend entspannte Bindegewebsfaser und wird erheblich kürzer (ich fand z. B. die Achillessehne des Menschen an einem Bein mit Feststellung des Kniegelenkes im rechten Winkel um 6 cm kürzer als die der gesunden Seite) und bei dauernd abnorm starkem Zug wird sie länger.

Auch Muskelfasern trocknen und quellen in der functionellen Richtung weniger als rechtwinkelig dazu und sind ausserdem bei rein querer, electrischer Durchströmung nicht erregbar; Aehnliches gilt für die Nerven; also haben auch diese Gebilde in der functionellen Richtung besondere, dimensionale Structur.]

Digitized by Google

Aber woher sind diese wunderbaren Eigenschaften? E. Du Bois-Reymond hat sich schon vor einigen Jahren eine ähnliche Frage gestellt, denn er sagt[1]): „Auch die Fähigkeit der Organismen, durch Uebung sich zu vervollkommnen, scheint mir mit Rücksicht auf die natürliche Zuchtwahl noch nicht hinreichend Beachtung gefunden zu haben."

Führt diese Fähigkeit nicht die Teleologie und damit den glücklich durch Darwin beseitigten Dualismus wieder ein? Die Antwort auf diese Fragen werden die nächsten Kapitel zu geben versuchen.

B. Erblichkeit der Wirkungen der functionellen Anpassung.

1. Thatsächliches.

Die individuelle Wirkungsgrösse der functionellen Anpassung, die functionelle Anpassungsbreite, ist bekanntlich eine beschränkte. Jedes Individuum kann sich durch eigenen Fleiss blos bis zu einer gewissen Stufe erheben, betreffe es nun die Erwerbung körperlicher Geschicklichkeiten oder geistige Vervollkommnung. Diese für das Individuum sehr vortheilhaften Veränderungen würden aber für die Entwicklung und Vervollkommnung des ganzen Thierreiches durchaus nutzlos gewesen sein, wenn sie nicht vererbbar, auf die Nachkommen übertragbar wären und wenn sie nicht letztere damit von vornherein auf eine höhere Stufe zu stellen vermöchten, von welcher sie, wiederum weiter schreitend, mit Hülfe der individuellen Anpassung sich zu noch höherer Vollkommenheit emporarbeiten könnten.

Von dem Grade der Vererbung dieser erworbenen, zweckmässigen Eigenschaften würde die Geschwindigkeit des auf [35] diese Weise möglichen Fortschrittes abhängig sein. Wenn z. B. die erworbenen Eigenschaften sich ganz auf die Nachkommen übertrügen, so würde der Fortschritt ein ungemein rascher sein können. Die Erfahrung weist aber im Gegentheil durch die Langsamkeit des Fortschrittes darauf hin, dass

1) Darwin versus Galiani, 1876, S. 20.

Digitized by Google

nur ein geringer Bruchtheil der Grösse der erworbenen Eigenschaften vererbt werden kann. Ja es scheint, als wenn überhaupt erst Generationen hindurch andauernde Wirkung der functionellen Anpassung nach derselben Richtung hin nöthig sei, um die Eigenschaften so zu befestigen, dass sie sich auf die Nachkommen durch Vererbung übertragen.

Bei der Feststellung der Vererbung erworbener Eigenschaften handelt es sich immer um die Entscheidung zwischen zwei Möglichkeiten, welche fast nie sicher zu treffen ist; und von diesen Möglichkeiten scheint fast immer die zuletzt anzuführende, für die Entwicklung ungünstige, die wahrscheinlichere. Es handelt sich darum, zu entscheiden, ob in der That die vererbte günstige Eigenschaft vom Vater vollkommen neu erworben und dann vererbt worden ist, oder ob sie in ihm nicht schon durch embryonale [besser nach Weismann blastogene, keimplasmatische] Variation potentia aufgetreten und im späteren Leben von ihm eigentlich blos „entwickelt" worden ist.

Dass aber im Embryo auftretende neue Variationen sehr häufig und in hohem Grade vererbt werden, ist sicher festgestellt und kann von Niemandem mehr bezweifelt werden, wenngleich auch Fälle vorkommen, in denen embryonale Variationen, wie z. B. der halbseitige, stets angeborene Riesenwuchs[1]) und viele Geschwülste, deren Keime angeboren werden, sich nicht vererben.

Auf diesen Einwand kann man sich stützen zur Erklärung der hochgradigen, von Generation zu Generation sich steigern- [**36**] den gewerblichen Fertigkeiten, welche man in Gegenden beobachtet, wo fast die ganze Bevölkerung viele Generationen hindurch denselben Industriezweig gepflegt hat. Man kann auch in diesen Fällen immer den nicht unberechtigten Einwand machen, es seien diejenigen von den Geschwistern zur Fortsetzung des väterlichen Gewerbes herangebildet worden, welche von Jugend auf besonderes Geschick dazu verriethen, welches ihnen also durch zufällige embryonale Variation angeboren sei. Durch diese Generationen hindurch fortgesetzte Auslese sei die Steigerung der Leistungsfähigkeit nach dieser Richtung hin bedingt, abgesehen von der, durch frühzeitige jugendliche Beschäftigung hervorgerufenen Vergrösserung der individuellen Anpassungsbreite.

[1]) H. Fischer in: Deutsches Archiv f. Chirurgie, Bd. 12, S. 3.

Digitized by Google

Die meisten Autoren haben sich begnügt, über die Erblichkeit functioneller Anpassungen subjective Meinungen zu äussern; thatsächliches Material haben nur wenige geliefert.

Zunächst weist DARWIN auf die wichtige Thatsache der Vererbung der Instincte hin. Wenngleich viele Instincte durch embryonale Variationen entstanden gedacht werden können, wie z. B. die Geruchsinstincte, so giebt es doch auch solche, die nur durch eigene Beobachtung und Erfahrung, also durch functionelle Anpassung, erworben werden konnten. So führt DARWIN die Erwerbung der Furcht der Thiere vor dem Menschen an. Wenn Menschen zum ersten Male auf bisher unbewohnte Inseln kommen, so haben die Thiere oft keine Furcht vor ihnen; aber schon nach mehreren Generationen ist ihnen die Menschenfurcht angeborener Instinct. Fernerhin führt S. EXNER an[1]): „Nicht nur das Gedächtniss als die Fähigkeit, Gedächtnissbilder längere oder kürzere Zeit festzuhalten, ist vererblich, sondern auch der Inhalt des Gedächtnisses, die Ge- [37] dächtnissbilder selbst. Es kommt vor, dass junge Jagdhunde, die niemals auf der Jagd waren, noch sonst Gelegenheit hatten, je einen Flintenschuss und seine Wirkung kennen zu lernen, wenn sie auf dem Felde den ersten Schuss gewahren, mit voller Lust, wie ein alter Jagdhund, auf die Beute stürzen, um zu apportiren, auch wenn sie keine Beute fallen sehen. Es ist das ein Beweis, dass seit der Erfindung des Schiesspulvers das Gedächtnissbild eines Schusses und seiner Folgen in das Hundegehirn erblich übergegangen ist, also in den sogenannten Instinct erblich aufgenommen wurde."

Weitere Beispiele der Erwerbung und Vererbung des Instinctes finden sich bei E. HERING[2]), V. HENSEN[3]), L. BÜCHNER[4]), KARL SCHNEIDER[5]), A. E. BROWN[6]) und Anderen.

[1]) EXNER, Physiologie der Grosshirnrinde, in: HERMANN, Handbuch der Physiologie, Bd. II, Abth. 2, S. 286.

[2]) E. HERING, Das Gedächtniss als eine allgemeine Function der Materie. Vortrag in der Wiener Akademie. 1870.

[3]) V. HENSEN, Ueber das Gedächtniss. Rectoratsrede. Kiel 1877.

[4]) L. BÜCHNER, Aus dem Geistesleben der Thiere. 2. Aufl. 1880.

[5]) KARL SCHNEIDER, Der thierische Wille. 1880.

[6]) Kosmos. Zeitschrift etc., Bd. III, S. 447.

Digitized by Google

Der Umstand, dass dagegen beim Menschen die Vererblichkeit concreten Seeleninhaltes so gering ist, ist auffallend, muss aber als eine im Kampfe um's Dasein besonders erworbene und gezüchtete sehr günstige Eigenschaft betrachtet werden, da sie, wie bekannt, die Ursache unseres Hauptvorzuges vor den Thieren, unserer Universalität ist; denn wenn wir in gleicher Weise, wie die Thiere, die Kenntnisse unserer Vorfahren ererbten, so würde dadurch die Freiheit der individuellen Ausbildung auch in der gleichen Weise, wie bei den Thieren, beschränkt werden.

Es scheint übrigens denkbar, dass diese Eigenschaft blos von einer geringeren angeborenen Disposition zur Vererbung des Seeleninhaltes ihren Ausgangspunct genommen hat und dann [38] durch den grossen Wechsel der Lebensweise der Menschen weiter ausgebildet worden ist, da zur Erwerbung von Instincten wohl viele Generationen hindurch in der gleichen Weise sich wiederholende Eindrücke, verbunden mit einer gewissen Einfachheit und Beschränktheit des ganzen Seeleninhaltes, nöthig sind.

Ein Beispiel der Vererbung von Eigenschaften, deren erworbener, nicht durch Auslese gezüchteter Charakter sich aus der Unzweckmässigkeit desselben ergiebt, führt Overzier[1]) an, indem er die erbliche Uebertragung der krummen Bäckerbeine berichtet.

Ich habe mich bestrebt, die Zahl dieser sicheren Beispiele zu vermehren, und es erhellt, dass als zweifellose Vererbung functioneller Anpassung blos die Ausbildung derartiger Qualitäten angesehen werden kann, welche entweder nicht als durch zufällige embryonale [blastogene] Variation entstanden oder nicht als durch Auslese gezüchtet angenommen werden können.

Nicht durch embryonale Variation kann meiner Meinung nach die angeborene Disposition zur Muttersprache entstanden sein. Es werden uns die Coordinationen, die Anordnungen und Verbindungen der Ganglienzellen, welche die Sprachmuskeln innerviren, schon so weit angeboren, dass wir unsere Muttersprache am leichteten sprechen lernen, während z. B. Europäer, auch wenn sie schon als Kind unter

[1]) Kosmos, Zeitschr. f. monist. Weltansch., Bd. I, S. 184.

Digitized by Google

die Nama gebracht werden, deren Sprache nicht oder nur mit grösster Schwierigkeit so vollkommen erlernen, als diese selber.

Auch sind die coordinirten Augenbewegungen, welche beide Augen in jeder Blickrichtung immer so stellen, dass die Bilder jedes Gegenstandes immer auf identische Puncte beider Netzhäute fallen und daher einfach gesehen werden, vererbt, da sie nach den Untersuchungen von RAEHLMANN und WIT- [39] KOWSKY[1]) in den ersten zehn Lebenstagen schon die vorherrschenden sind. Dies widerspricht nicht den Beobachtungen W. PREYER's[2]), dass dieselben nicht gleich angeboren, sondern erst innerhalb dieser Zeit erworben werden; es beweist aber, dass wenigstens ihre Disposition angeboren sein muss. So unendlich complicirte Verbindungen der Muskelbewegungen können meiner Meinung nach nicht durch zufällige embryonale Variationen entstanden sein.

Wichtiger, d. h. beweisender als diese beiden Beispiele, erscheint mir die folgende Betrachtung.

Es handelt sich, wie erwähnt, in der vorliegenden Frage immer um die Unterscheidung dessen, was durch zufällige blastogene Variationen und Auslese nach DARWIN's Selectionsprincip entstanden ist, von dem durch functionelle Selbstgestaltung Gebildeten und danach Vererbten. Die Wirkungen des ersteren Princips erscheinen unbegrenzt; wir können fast keine noch so grossen Veränderungen nachweisen, von welchen mit absoluter Sicherheit behauptet werden könnte, dass sie principiell nicht durch genügend wiederholte embryonale [blastogene] Variationen und Auslese hätten entstehen können, sofern die letztere fein genug wirkte, und die nöthige Zeit dazu gegeben wäre. Trotzdem giebt es Eine Art Vorkommniss in der Entwickelung des Thierreiches, von welchem das Gegentheil annehmbar erscheint.

Es giebt nämlich eine Periode in der Entwickelungsgeschichte des Thierreiches, von welcher wir mit Bestimmtheit behaupten können, dass die Vervollkomm-

[1]) E. HERING, Physiolog. Optik, in: L. HERMANN, Handb. d. Physiologie, Bd. III, Abth. I, S. 529.

[2]) Kosmos, Bd. III, S. 32.

Digitized by Google

nung zwar graduell eine „successive" war, aber in fast allen Organen des Körpers eine „gleichzeitige" gewesen sein muss[1]), [40] weil günstige Variationen blos einzelner Theile auf einmal das Ueberschreiten dieser Periode nicht ermöglicht hätten. Es ist eine Periode, in der mit Sicherheit die gleichzeitige Ausbildung von Tausenden, ja Millionen zweckmässigeren Einzeleigenschaften hat stattfinden müssen. Solches kann die Auslese aus freien, nicht auf das Zweckmässige tendirenden Variationen für sich allein nicht leisten. Sie kann immer blos wenige Charaktere auf einmal züchten. Welches ist nun der Moment, von welchem wir diese Nothwendigkeit behaupten können? in welchem Falle kann der Uebergang kein allmählicher, kein in den verschiedenen Organen successiver gewesen sein? Es ist in der Periode des Ueberganges vom Wasser- zum Land- oder richtiger zum Luftleben. Wir sind gewohnt, diesen Uebergang alljährlich bei den jungen Amphibien als etwas ganz Selbstverständliches zu betrachten; doch hier finden die Veränderungen des Thieres in allen seinen Theilen, wie alle anderen embryonalen Umbildungen zufolge bestimmter vererbter Bildungsgesetze statt, und die Umwandlung einer Kaulquappe in einen Frosch ist insofern nichts Besonderes. Aber wie sind diese Umbildungsgesetze erworben worden? Wodurch sind diese Eigenschaften zum ersten Male entstanden, als sie, Tausende oder Millionen, alle auf einmal nöthig wurden? Vielleicht sind ihrer gar nicht so viele und vielleicht ist doch eine allmähliche Umbildung bei dieser Anpassung möglich gewesen. Gewiss! Graduell ist die Anpassung eine allmähliche gewesen. Die Thiere werden zuerst einen nur kurzen Aufenthalt auf dem Lande genommen haben und bald wieder in das Wasser zurückgekehrt sein. Aber was ist nöthig, wenn ein Wasserthier auch nur kurze Zeit auf dem Lande leben soll?

Betrachten wir diesen Vorgang blos bei den Wirbelthieren und geben wir den Thieren schon als durch früheres Luftschnappen unter Beihülfe von Auslese erworben neben den Kiemen [41] noch eine zur Lunge umgewandelte, d. h. gefässreiche Schwimmblase im Voraus mit für seinen Versuch, auf das Land überzugehen, und sehen wir

[1]) Dieselbe Ableitung findet sich schon in Nr. 3 S. 19 u. f.].

Digitized by Google

zu, wie dieser Versuch auf den Körper wirken wird, und was zum Gelingen desselben nöthig wird.

Sobald das Thier auf das Land aus dem Wasser herauskommt, müsste es zunächst das schrecklichste Unbehagen empfinden, denn es werden mit einem Male sein Körper und seine Glieder vielmal schwerer, als vorher, da sie im Wasser blos so viel, oder subjectiver gesprochen, so wenig wogen, als sie schwerer sind, als das verdrängte Wasser. Wie unangenehm ist es z. B. uns schon, wenn wir längere Zeit im Wasser geschwommen haben und, an das Land steigend, plötzlich unsern Körper wieder selber tragen müssen. Dieser geringe Grad von Unannehmlichkeit, den wir, an das Tragen unserer Gliedmassen unser Leben lang gewöhnt, bei diesem Uebergange empfinden, ist aber gar nicht zu vergleichen mit dem Eindruck, den ein Thier haben muss, welches seine Körpertheile nie selber getragen hat.

Ferner müssen die Thiere sich sofort ganz anders bewegen, in anderen Coordinationen ihre Muskeln gebrauchen; sie können eine Menge Bewegungen, die sie im Wasser, der Schwere fast nicht unterworfen, auszuführen gewohnt waren, nicht machen, sondern müssen fast alle Muskeln des Körpers ganz energisch in bestimmter, durch die Statik vorgeschriebener Weise gebrauchen. Ferner die Knochen, welche bisher fast blos der Muskelwirkung Widerstand zu leisten hatten, müssen jetzt auf einmal nach den statischen Verhältnissen tragen, und zwar so stark, dass das Tragen des Körpers im Wasser, beim Laufen auf dem Grunde, kaum als Vorübung dazu in Betracht kommen kann. Das Gleiche gilt von den Gelenkeinrichtungen, den Knorpeln und Bändern; sie werden alle plötzlich viel stärker [42] in Anspruch genommen, und die letzteren in neuen Hauptrichtungen.

Die Blutvertheilung im Körper wird sofort eine ganz andere: Das Blut, welches bisher der Wirkung der Schwere ganz entzogen war, wird sich jetzt in die der Erde näher befindlichen Theile des Körpers senken, indem es aus Hirn und Rückenmark heruntersinkt. Es wird eine lähmende Anämie des Centralnervensystems eintreten, oder die den Blutzufluss zu den verschiedenen Organen regulirenden Mechanismen müssen sofort nach ganz neuen Regeln das Blut vertheilen, wenn nicht totale Störung der Functionen aller Organe eintreten soll.

Digitized by Google

Sauerstoffmangel wird eintreten; denn die Lungen sollen jetzt auf einmal den ganzen Bedarf für eine grössere Dauer allein beschaffen.

Durch das Trockenwerden der Haut, der Kiemen und der Seitenorgane werden abnorme Sensationen entstehen. Der gewohnte, sichere Verkehr mit der Aussenwelt wird aufgehoben, denn die Sinnesorgane treten für das Thier ausser Function, da sie alle ganz neue, nicht durch Erfahrung verständlich gewordene Eindrücke empfangen.

Das Gehörorgan wird, an die stärkere Leitung durch das Wasser mit Uebertragung der Eindrücke durch den ganzen Schädel gewöhnt, fast gar nicht angesprochen werden. Das Auge wird seine Function als Bild bildender Apparat verloren haben.

Ob bei diesen kaltblütigen Thieren der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung einen Nachtheil haben wird, muss dahingestellt bleiben.

Diese Uebelstände werden zum Theil mit der Dauer des Aufenthaltes auf dem Lande wachsen, und der Aufenthalt daher zunächst nur ein sehr kurzer sein und sie werden auch bei blos partiellem aus dem Wasser Kommen sich an den [43] herausragenden Theilen einstellen. Was aber das Wichtigste ist, sie werden immer alle zugleich eintreten, und wenn das Thier trotzdem auf das Land gehen kann, so muss auch die Correction in den meisten zugleich eintreten können [1]).

Was bedeutet aber eine derartige Correction in allen Organen des Körpers mit Ausnahme derer der Ernährung und Fortpflanzung? Sie bedeutet das Vorhandensein höchst vollkommener functioneller Anpassungsmechanismen in fast allen Theilen des Körpers, welche im Stande sind, beim Uebergange des Organismus in neue Verhältnisse direct die nöthigen zweckmässigen Aenderungen hervorzubringen. Sie sind ein nöthiges Erforderniss, eine unerlässliche Vorbedingung der auch nur zeitweiligen Vertauschung des Wasserlebens mit dem Luftleben, und sie werden sich um so gebieterischer nöthig machen, je länger der Landaufenthalt dauert.

[1]) Ueber den vermittelnden Uebergang durch das Leben im Schlamme siehe S. 121].

Digitized by Google

Wir kennen solche Selbstregulationsmechanismen von den höheren Thieren und schliessen daraus zurück, dass vielleicht auch die niederen hier in Betracht kommenden Thiere sie besitzen. Wir kennen unsere Fähigkeit, ganz fremde Bewegungsweisen uns anzueignen und durch Uebung zu leicht ausführbaren, gewohnten zu machen, alle die motorischen Centralorgane in Gehirn und Rückenmark entsprechend umzubilden. Wir wissen, dass die Knochen und Bänder mit der stärkeren Inanspruchnahme ihrer Function an den betreffenden Stellen stärker werden. Von der möglichen Exactheit der Regulation der Blutvertheilung überzeugen wir uns täglich, wenn wir uns am Morgen vom Lager aufrichten, ohne, bei normalem Zustand des Körpers, auch nur einen Moment Blutarmuth des Gehirnes zu bemerken. Die Athmung regulirt sich bei pathologischen Störungen gleichfalls sehr erheblich von selber, und für den Proteus ist von Schreiber[1]) beobachtet worden, dass beim Leben in seichtem [44] Wasser die Lungen grösser und gefässreicher werden, während die Kiemen sich entsprechend verkleinern.

Ueber den Grad der directen Anpassungsfähigkeit der Sinnesorgane können wir uns von den höheren Thieren keinen Schluss auf die hier nöthigen Verhältnisse gestatten. Da indessen zu dieser Zeit noch keine Feinde am Ufer vorhanden waren, so war vielleicht die Verminderung der Function dieser Organe zunächst von geringerem Nachtheil.

Es ist hier also nöthig, dass auf einmal in fast allen Organen gleichzeitig zweckmässige Aenderungen eintreten. Es ist die Frage, ob die functionelle Anpassung dies zu leisten vermag, oder ob dies ihrem Wesen widerspricht. Wir werden weiter unten ausführlich darlegen, dass dies gerade ihr Wesen ist, ebenso wie sie an Millionen Einzelstellen desselben Organsystemes oder Organes gleichzeitig zweckmässig umgestaltend zu wirken vermag.

Es muss gerade hervorgehoben werden, dass die functionelle Anpassung bei der Aenderung der Lebensbedingungen in „allen" betroffenen Organen des Körpers „zugleich" zweck-

[1]) Cit. nach: Darwin. Variiren der Thiere etc., II, S. 340.

Digitized by Google

mässige Aenderungen hervorzubringen vermag; und diese Gleichzeitigkeit der Wirkung in Millionen Theilen muss als ihr Charakteristisches der Wirkung der Zuchtwahl gegenüber gestellt werden, welche immer blos ganz wenige zweckmässige Eigenschaften gleichzeitig ausbilden kann.

Danach können wir in der Untersuchung der Erblichkeit der Wirkungen der functionellen Anpassung weiter gehen.

Nehmen wir zunächst an, die Wirkung der functionellen Anpassung sei nicht erblich. In diesem Falle wird jede Generation, welche den Versuch macht, am Ufer ausserhalb des Wassers Nahrung oder Schutz vor Feinden zu suchen, von [45] dem gleichen Stadium anfangen müssen und daher in der Anpassung an das Landleben auch nie eine gewisse Stufe der Vollkommenheit überschreiten können, denn die Uebung hat für das Individuum ihre bestimmten Grenzen. Es werden aber im Laufe der Generationen allmählich zufällig angeborene günstige Variationen vorkommen und vielleicht ihren Trägern einen Vortheil verschaffen. Dabei ist indessen zu berücksichtigen, dass dieser nur sehr gering sein kann, da die günstigeren Eigenschaften blos in einigen Theilen bestehen, während doch die gleichzeitige entsprechende Aenderung aller nöthig ist; ja es ist möglich, dass er aus diesem Grunde vielleicht gar nicht zur Geltung kommt. Nehmen wir aber an, er komme zur Geltung; so würde dieses Thier in der Anpassung etwas weiter schreiten; und indem sich dieses wiederholt, könnte allmählich durch Variation und Auslese vollkommene Anpassung stattfinden, und die functionelle Anpassung hätte dabei blos die Rolle gespielt, die Uebergangszeit zu ermöglichen.

Sehen wir nun aber zu, wie die zufällig angeborenen und daher erblichen Eigenschaften, welche durch natürliche Zuchtwahl gehäuft worden wären, eigentlich beschaffen sein müssten, so finden wir, dass sie auf allen Stufen des Ueberganges immer genau das darstellen müssten, was die functionelle Anpassung bereits gebildet hat, was aber in Folge der ihrer Wirklichkeit mangelnden Erblichkeit nicht auf die Nachkommen übertragbar gewesen wäre. Also alle diese Millionen Veränderungen, welche das Individuum durch functionelle

Digitized by Google

Anpassung in einer gewissen Stärke gleich auf einmal erwirbt, müssten nach und nach auf dem unendlich weiten Umwege der beliebigen Variation und der Auslese von neuem erworben und fixirt worden sein. Und dies müsste nicht blos für jeden Theil einmal stattgefunden, sondern für jeden Theil Stufe für Stufe bis zum Grade der vollkommenen Anpassung sich wiederholt haben. Dass wir aber [**46**] nicht zu viel gesagt haben, als wir von Millionen Einzeleigenschaften redeten, geht daraus hervor, dass die feinere Structur fast aller Organe des Körpers mehr oder weniger umgeändert werden müssen; wir hätten daher wohl richtiger von Milliarden reden können.

Es müsste nicht blos hier, sondern es müsste überall bei der weiteren Entwickelung der Organe dasjenige, was die functionelle Anpassung in tausend Theilen des Organismus gleichzeitig Zweckmässiges geschaffen hätte, dann erst durch Tausende von Generationen dauernde zufällige Variationen und Auslese immer wieder von Neuem, aber in vererbbarer Form, erworben worden sein und erworben werden, wenn die Wirkung der functionellen Anpassung absolut nicht vererblich wäre[1]). Uebertragen sich dagegen ihre Bildungen, sobald sie mehrere Generationen hindurch erworben und erhalten worden sind, auf die Nachkommen, so findet damit eine grosse Zahl der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus ihre [einfachste] Erklärung, sofern nur die functionelle Anpassung selber erklärt ist. Es ist verständlich, dass bei den Menschen diese Vererbung sehr gering ist, weil fast jede Generation eine andere Lebensweise und Beschäftigung hat, und weil die ungemeine Vielseitigkeit der Thätigkeit des Individuums mit der Ausbildung fester Mechanismen auch ihre Vererbung erschwert. Deshalb finden wir bei ihnen blos diejenigen functionellen Anpassungen vererbt, welche trotz des sonstigen allgemeinen Wechsels constant sind: die Coordinationen der Muttersprache, die coordinirten Augenbewegungen und die allgemeinsten Begriffe von Raum, Zeit, Causalität.

Die Sprach- und Augenmuskel-Coordinationen müssen, wenn

[1]) Gleichwohl ist nicht zu verkennen, dass diese Beweisführung nur eine indirecte, also nicht zwingende ist, obschon die andere Entstehungsweise millionenmal complicirter sein muss.]

Digitized by Google

sie irgend etwas nützen sollen, immer gleich in so viel tausend Ganglienzellen-Verbindungen stattfinden, dass eine Entstehung durch zufällige embryonale Variation und Summirung derselben durch Auslese nicht möglich ist; und wenn also eine Disposition [**47**] für diese Ausbildung als angeboren angenommen werden muss, so kann sie [auf einfache Weise] nur von Vererbung erworbener functioneller Anpassung herrühren [s. II. S. 67].

2. Theoretisches über Vererbung und Entwickelung.

Nach diesem Thatsächlichen über die Vererbung wollen wir noch einiges Principielle, Theoretische darüber anführen.

Zunächst ist auf einen Irrthum hinzuweisen, welcher bei der Beurtheilung der Erblichkeit von Bildungen oft gemacht wird. Viele betrachten diejenigen und zwar nur diejenigen Bildungen als ererbte, welche regelmässig angeboren werden. Diese Auffassung muss aber nach beiden Richtungen hin als unrichtig bezeichnet werden. Weder sind alle regelmässig angeborenen Bildungen als direct vererbt anzusehen, noch dürfen alle Bildungen, welche nach der Geburt auftreten, als nicht vererbte, sondern erworbene gedeutet werden.

Wenn Ersteres richtig wäre, wenn alle angeborenen Bildungen vererbt wären, so würden wir in dem obigen angeführten Beispiele der angeborenen functionellen Structur der Bindegewebshäute und der Arterien einen der besten Beweise für die Erblichkeit der durch functionelle Anpassung hervorgebrachten Bildungen haben; und man würde wohl auf die erste Ueberlegung hin geneigt sein, sie so zu verwenden. Doch wäre dies incorrect; denn dieser Schluss beruhte alsdann auf einer nicht richtigen, oberflächlichen Auffassung des Vererbten.

Der Moment der Geburt kann durchaus nicht als eine Grenzscheide von Ererbtem und Erworbenem betrachtet werden. Denn einmal tritt in Wahrheit ein principiell neuer Zustand durch die Geburt blos für die Athmungs- und Verdauungsorgane ein; alle anderen Organe wurden schon in der Gebärmutter von [**48**] functionellen Reizen getroffen und fungirten somit mehr oder weniger.

Digitized by Google

Die Bewegungen des Embryo im Mutterleibe sind allen bekannt; aber dass solche embryonalen Bewegungen schon in den allerfrühesten Stadien und in andauerndster Weise vorkommen, verdanken wir erst den neuesten Untersuchungen von PREYER[1]), den Resultaten seiner an Hühnereiern angestellten Embryoscopie. Er sah, dass der Hühnerembryo schon vom dritten Brüttage an den Rumpf und die Extremitäten lebhaft rhythmisch bewegt.

Daher stehen schon kurz nach dem Anfang ihrer Bildung die betreffenden Muskeln mit ihren Sehnen, Aponeurosen und Fascien, sowie die Scelettheile mit ihren Gelenkenden, mit Kapseln und Bändern unter dem gestaltenden Einflusse dieser Function; und wir sind aus diesem Grunde nicht berechtigt, die betreffenden angeborenen Bildungen als direct vererbte anzusehen. Wir sind nicht im Stande, zu beurtheilen, wie viel „direct vererbt", wie viel durch functionelle Anpassung „erworben" ist, weil wir die embryonale functionelle Anpassungsgrösse und -Geschwindigkeit nicht kennen; und weil wir noch nicht die „direct vererbten" von den „secundären" Bildungen zu unterscheiden vermögen.

Aus dem Nachstehenden wird sich ergeben, dass nur relativ wenige Charaktere direct vererbt zu werden brauchen[2]), vorzugsweise vielleicht diejenigen, die auch ursprünglich durch embryonale Variation entstanden waren und dann mit Hilfe der dadurch bestimmten Richtung der functionellen Anpassung die specifischen Einzelformen hervorgebracht haben.

Noch weniger als für die Muskeln, Scelettheile, Bänder und Fascien kann die innere Structur und die äussere Form der angeborenen Blutgefässe als vererbt aufgefasst werden: denn die Blutgefässe fungiren fortwährend im Embryo von ihrer ersten [49] Anlage an; und die erwähnte Structur ihrer Wandungen und die Gestalt ihrer Lichtung wird also in der gleichen Weise durch functionelle Anpassung entstehen können, wie im Erwachsenen die berufsmässige ungleiche Ausbildung dieser Organe.

[1]) PREYER, Jenaer med. naturw. Zeitschr. 1880.

[2]) Die „direct vererbten" Bildungen stellen den Antheil der Evolution, die secundären Bildungen den Antheil der Epigenesis an der individuellen Entwickelung dar. Siehe II. S. 5 und 20]

Digitized by Google

Die Sinnesorgane werden schon im Embryo mehr oder weniger von Reizen getroffen; und letztere können daher ausgestaltend bei der Bildung der percipirenden Theile derselben mitwirken, wenn auch wohl diese Wirkung zumeist nur gering sein wird.

Das Gleiche wie für die Säugethiere gilt von der Entwickelung der Vögel; auch hier ist ein fester Zeitpunct vorhanden, wo eine augenfällige, der nicht eingehenden Betrachtung als wesentlich genug imponirende Wandlung der Lebensbedingungen eintritt, um ihn als die Grenzscheide des Ererbten und des Erworbenen anzusehen: der Moment des Auskriechens aus dem Ei. Ist auch diese Auffassung nach dem Obigen durchaus unberechtigt, so ist zu fragen: Wo läge überhaupt eine entsprechende Grenzscheide bei Amphibien und Fischen, welche von vorn herein fast wie im Freien leben, da sie durch ihre Eihülle nur relativ wenig vor den Reizen der Aussenwelt geschützt sind? Wer will hier wagen, einen Moment festzusetzen, wo die vererbten Bildungen aufhören und das Erwerben von Eigenschaften durch functionelle Anpassung des Embryo anfängt! In wie relativ frühem Stadium der Entwickelung sind hier die Thiere schon auf Selbsternährung angewiesen! Will man hier vielleicht als Grenzscheide des Vererbten und des Erworbenen den Moment nehmen, von welchem an das Thier blos noch dem Aehnlichkeitswachsthum folgt, blos noch in allen Theilen gleichmässig sich vergrössert? Dann müsste man aber analog das Menschenleben fast bis zum Ausgewachsensein als Embryonales oder Vererbtes bezeichnen; denn bekanntlich findet wirkliches Aehnlichkeitswachsthum überhaupt nicht statt, sondern in jeder Entwickelungsperiode wachsen die verschiedenen Organe ungleich. [50] Bezüglich der äusseren Proportionen lehrt uns die Anatomie für Künstler, dass jedes Alter durch gewisse Proportionen seiner Körpertheile charakterisirt ist; und die Wägungen der inneren Organe in den verschiedenen Altern ergeben das Gleiche. Eingehende morphologische Untersuchungen bestätigen dies in allen Organen[1]).

Wo hört nun das vererbte Wachsthum auf? Alle diese ungleichen Veränderungen der Organe in den verschiedenen Entwicke-

[1]) Siehe W. Henke, Anatomie des Kindesalters, in: Gerhardt, Handbuch der Kinderkrankheiten. Bd. I. S. 227 ff. 1877.

Digitized by Google

lungsperioden bis zum Ausgewachsensein sind, soweit sie innerhalb des fest Normirten sich halten, offenbar vererbt.

Es lässt sich hier nichts entscheiden, so lange wir nicht klar darüber sind, was überhaupt unter vererbten Bildungen zu verstehen ist. Jedenfalls ist es willkürlich, die Entstehung der vererbten Bildungen in den embryonalen Zeitraum zu bannen und alle postembryonalen Bildungen als erworben zu bezeichnen. Embryonal, von ἔμβρυος, das (in einen andern Körper) Eingeschlossene, bezeichnet blos einen einzigen Umstand des Geschehens, den eines gewissen Abgeschlossenseins; und gewiss kann daher alles, was in dieser Zeit sich vollzieht, embryonal genannt werden. Aber einmal ist, wie erwähnt, dieses Abgeschlossensein von der Aussenwelt von äusseren Einwirkungen ein sehr unvollkommenes, und zweitens fällt, wie wir gezeigt haben, diese Periode keineswegs mit der Ausbildung des Vererbten zusammen. Wenn wir aber die Bezeichnung „embryonal", um der Gewohnheit zu folgen, identisch mit „vererbt" gebrauchen wollen, nach dem Principe a potiori fit denominatio, weil die in der embryonalen Zeit ablaufenden Bildungen zumeist vererbte sind, so dürfen wir uns nicht scheuen, auch die Entwickelung des Jünglingsalters zum grossen Theil noch als embryonale zu benennen.

Unter „vererbt" versteht man im gewöhnlichen Sinne Bil-
[51] dungen, welche schon die Vorfahren eines Individuums besassen und ohne Weiteres auf die Nachkommen übertragen haben, wie ein durch Arbeit erworbenes Vermögen des Vaters durch Vererbung einfach auf die Kinder übergeht, ohne dass diese wieder etwas von der Arbeit der Vorfahren zu leisten haben, um es zu gewinnen. Diese Bedeutung scheint mir das Wesen zu treffen und geeignet zu sein, auf das biologische Geschehen übertragen zu werden. Von den Eltern werden die neuen Eigenschaften durch Thätigkeit, durch Anpassung an functionelle und andere [atypische, äussere] Reize „erworben" und bilden den biologischen Vermögenszuwachs zu dem ihnen selbst durch Vererbung Ueberkommenen, welchen sie als ihren Erwerb den Nachkommen überlassen. „Ererbt" sind demnach nur diejenigen Bildungen, welche auf die Kinder „von selber" übertragen, also ohne [gewollte oder durch äussere Verhält-

Digitized by Google

nisse veranlasste] functionelle Thätigkeit der Kinder, somit rein aus inneren typischen Ursachen gebildet werden.

Da, wie erwähnt, viele Muskeln im Embryo fungiren, so werden die davon abhängigen Theile, die Sehnen, die Scelettheile, Gelenkkapseln, Bänder und Fascien der unbewussten Thätigkeit unterworfen und daher gezwungen, die abhängigen Eigenschaften auszubilden; wenn dabei zugleich die Anlage der Muskeln durch pathologische Einwirkung gestört ward, so wird Niemand erwarten, die Sehnen, Fascien, Knochen etc. in normaler Weise entwickelt vorzufinden, was denn nach Alessandrini und E. H. Weber auch dem thatsächlichen Verhalten entspricht. Diese Autoren[1]) fanden an Missbildungen, dass beim Fehlen der Anlage des Rückenmarks im entsprechenden Nervenbezirk mit den Nerven auch die Muskeln fehlten, und dass die zugehörigen Knochen und Gelenke abnorm gebildet, letztere zum Theil steif waren. Sehnen und Sehnenhäute fand Weber zwar vorhanden, aber ob sie vollständig normal waren, berichtet er nicht, und es erscheint [52] sehr unwahrscheinlich. War dagegen das Rückenmark ursprünglich angelegt, aber im späteren Embryonalleben durch Krankheit zerstört (Spina bifida), so fanden sich die Theile des Bewegungsapparates anscheinend vollkommen normal, und es muss danach weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, wie weit active embryonale Function der Muskeln oder blosser Tonus derselben zur normalen Ausbildung ihres Stützapparates nöthig ist.

Ebenso fand G. Joessel[2]) beim Fehlen der Sehne des langen Kopfes des Biceps auch den Sulcus intertubercularis, in welchem sie verläuft, nur schwach ausgebildet, und die Synovialkapsel war nicht in diesen Sulcus ausgestülpt; eine Angabe, welche ich aus eigener mehrfacher Beobachtung bestätigen kann. Mit der so bekundeten Abhängigkeit der Ausbildung der „passiv" fungirenden Theile von embryonaler Functionirung der „activen" stimmen ferner überein die Resultate der Untersuchungen von Heiberg[3]), welcher fand, dass die Gelenkkapseln des Neugeborenen noch stärker

[1]) S. Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1851. S. 547 ff.
[2]) Zeitschr. f. Anatomie von His u. Braune. 1877. Bd. II. S. 143.
[3]) Schmidt's Jahrbücher. 1879. Bd. 182. Nr. 2.

Digitized by Google

und straffer an den Beuge- und Streckseiten sind, als beim Erwachsenen, dass die accessorischen Bänder schwächer sind oder noch ganz fehlen, und andere hier nicht weiter aufzuzählende Merkmale.

Aug. Förster [1]) beschreibt eine Orbita (Augenhöhle), in welcher kein Auge war; aber sie war auch nicht normal, sondern enger, als die Orbita im Auge.

Aus diesen Beispielen scheint hervorzugehen, dass die Gebilde der Stützsubstanzen zwar „selbständig angelegt", aber nur unter Mitwirkung der von ihnen gestützten Theile, also unter dem Einflusse der Function ihre normale Ausbildung erlangen (s. Nr. 4, S. 180, 201).

Beispiele anderer, vielleicht aber auch functioneller, Ab- [53] hängigkeit sind folgende: Wenn von einem Muskel im Embryo ein Theil der Fasern aberrirt, so variiren in der entsprechenden Weise zugleich auch die zugehörigen Nerven, Blutgefässe und Sehnenfasern (s. II S. 67). Wenn man nach J. Carrière [2]) einer Schnecke das Fühlerganglion zugleich mit dem Fühler und dem Auge wegschneidet, so wächst kein neues Auge wieder, während es ausserdem in der vollkommensten Weise geschieht.

Aus dem Vorstehenden folgt also nicht, dass die passiv fungirenden Theile, die Stützsubstanzen, in absoluter Abhängigkeit von den activen Theilen entstünden. Es scheint mir vielmehr nicht unmöglich, dass auch gelegentlich das Verhältniss sich umkehren kann, dass z. B. eine ursprünglich durch embryonale [blastogene] Variation entstandene und von der Auslese gezüchtete Veränderung der Knochen, welche zu einer Aenderung des Gebrauches der Extremität und somit zu entsprechender Umgestaltung der Muskeln durch functionelle Anpassung Veranlassung gegeben hat, auch im Embryo wiederum primär entstehen und erst secundär zur Ausbildung der nöthigen Muskelformen führen werde.

Das Gleiche gilt von den Blutgefässen. Auch sie müssen nach der selbständigen ersten Anlage (siehe S. 83) behufs weiterer

[1]) Die Missbildungen des Menschen. II. Aufl. Taf. VIII, Fig. 9.

[2]) J. Carrière, Ueber die Regeneration bei den Landpulmonaten. 1880.

Digitized by Google

Ausbildung, wie erwähnt, immer schon fungiren, und wenn das Organ, zu welchem sie gehören, z. B. eine Niere, in Wegfall kommt, so bilden sich die Blutgefässe nicht etwa normal weiter aus, in der gleichen Weise, als wenn die Niere vorhanden wäre. Sie sind abhängige Bildungen, welche durch functionelle Anpassung im Embryo ihre normale Grösse und Gestalt erhalten, nicht aber zufolge fester Vererbungen selbständig sich entwickeln und ausbilden. Es kann nicht als dagegen sprechend angesehen werden, dass gelegentlich auch die Blutgefässe selbständig wachsen und Geschwülste bilden wie die Teleangiome (rothe [54] Muttermäler) und cavernösen Angiome (venöse Blutgefässgeschwülste). Denn wir kennen für diese Theile ebensowenig einen sicheren Grund, wie für alle anderen, welcher sie zu besonderem Wachsthum anzuregen vermag, als welcher dies zu verhindern vermöchte; und zeigen doch gerade die nach dem Erwähnten bei der Gestaltbildung abhängigen Theile, die Binde- oder Stützsubstanzen: Knochen-, Knorpel- und Bindegewebe, am häufigsten „Geschwulstbildungen", während die activ thätigen Ganglienzellen, Nerven und Muskeln nur selten dazu kommen; wahrscheinlich weil sie, wie später erörtert werden wird, zu rasch und zu vollkommen unter die Herrschaft der functionellen Reize gelangen, so dass sie ohne diese letzteren nicht leben, also auch nicht wachsen und Geschwülste bilden können.

Wenn wir einer erwachsenen Schnecke die Augen abschneiden, so wachsen sie wieder, auch wenn die Schnecke im Dunkeln gehalten wird. Die Neubildung des Auges ist also ein embryonales Geschehen, welches sich hier am Erwachsenen vollzieht, denn der Act des Abschneidens kann nicht als wirkliche Ursache der Bildung eines Auges, sondern blos als Gelegenheitsursache, als auslösendes Moment angesehen werden. Die Gestaltung des Auges erfolgt ohne äussere Ursache, zufolge innerer Eigenschaften der Theile. Der Fühler hat also ausser seiner Qualification als Träger noch die embryonalen Eigenschaften zur Bildung eines Auges bewahrt. Die Zellen oder blos bestimmte Zellen dieser Thiere enthalten vielleicht, sei

Digitized by Google

es etwa in ihrem Kerne oder in der Umgebung desselben, noch wirkliche, *„nicht modificirte Reste embryonaler Substanz"* [Reserveidioplasson, s. dieses], welche dann bei Defecten Gelegenheit erhält, ihre bildnerischen Eigenschaften zu bethätigen.

[55] Wir werden nach dem Gesagten fernerhin blos das, was rein aus inneren Ursachen ohne jede ausserhalb des Theiles selber gelegene differenzirende Einwirkung formal oder chemisch sich differenzirt oder auch nur grösser wird[1]), als vererbt bezeichnen. Und was aus eigener Kraft wächst und sich differenzirt, schon das, was aus eigener Kraft die Fähigkeit hat, mehr Nahrung anzuziehen und sich zu assimiliren, als es verbraucht, also aus eigener Kraft zu wachsen, werde „embryonal" genannt, im Gegensatze zu der Vergrösserung der normalen Organe des Erwachsenen, welche letzteren, wie wir in späteren Capiteln darzulegen beabsichtigen, blos unter Einwirkung der functionellen oder anderer Reize zu weiterem Wachsthum angeregt werden können; eventuell auch, wie vielleicht die Bindesubstanzen, schon wenn ihnen durch Reizeinwirkung nur mehr Blut zugeführt wird, sich zu vergrössern vermögen.

Die Consequenzen, die sich aus dieser Auffassung ergeben, werden weiter unten ausführlich dargelegt und begründet werden. Hier wollen wir rückwärts schreitend die Entwickelung des Vererbten

[1]) Diese Art der Bildung von Theilen wurde später von mir als Selbstdifferenzirung bezeichnet s. II S. 15. Es ist aber unhaltbar, dass blos die auf diese Weise producirten Bildungen „vererbte" wären; denn wenn von entfernten Theilen, z. B. den Ganglienzellen der Vorderhörner, typisch gestaltende Einwirkungen auf die Muskeln stattfinden, so muss es vererbt sein, dass diese Wirkungen geschehen und zwar, dass sie zur typischen Zeit am typischen Ort und in typischer Grösse stattfinden. Aber als indirect vererbte Bildungen könnte man vielleicht die durch typische „abhängige" Differenzirung (also durch Epigenesis) entstehenden Bildungen den direct vererbten, durch Selbstdifferenzirung (Evolution) enstehenden gegenüberstellen, blos um Namen für die verschiedenen Arten der ererbten Bildungsweisen zu erhalten.

Dagegen ist ein anderer Theil der hier gemachten Unterscheidung späterhin von mir erhalten worden: die Bezeichnung des selbstständigen, also auch ohne Erregung durch functionelle Reize erfolgenden Wachsthums als „embryonales" Wachsthum (s. Nr. 4 S. 180).]

Digitized by Google

und dann das Wesen der Vererbung selber etwas discutiren, so viel oder richtiger so wenig es uns mit den Kenntnissen unserer Zeit förderlich erscheint.

Die Vorbedingungen der Entwickelung sind von den wesentlichen Eigenschaften des Organischen der Stoffwechsel und die Gestaltung aus chemischen Processen[1]). Beide sind uns unverständlich, am vollkommensten indessen das letztere Geschehen. [Beide zusammen beruhen in dem hier gemeinten Sinne auf der Assimilation, wie sie II S. 97 u. f. definirt und erörtert worden ist].

Das Wesen des Stoffwechsels besteht darin, dass im Verlaufe der Processe, welche die Organismen darstellen, die den Process vollziehenden Bestandtheile in ihrer chemischen Anordnung verändert werden, so dass sie zu weiterem Fortgange des Processes untauglich sind und abgeschieden werden müssen, [56] während gleichzeitig die Fähigkeit entwickelt wird, dafür aus der Umgebung im Bereich der Molecularattraction befindliche, different gruppirte Theile anzuziehen und in sich Gleiches umzugruppiren. Letzterer Vorgang heisst Assimilation, ersterer Dissimilation (Hering). Die Fähigkeit der Dissimilation hat nichts Wunderbares, da sie in den anorganischen Processen fortwährend uns entgegentritt. Dagegen ist die Assimilation

[1]) Die hier gemachte Aufstellung eines Grund-Principes der organischen Gestaltung „direct" aus „chemischen" Processen ist unhaltbar und wurde bald von mir verlassen (siehe Nr. 6, S. 608); von ihr wird übrigens auch schon auf den folgenden Seiten z. B. 208 und 211 wiederholt abgewichen. Sie beruhte auf Haeckel's Lehre, dass das Protoplasma eine homogene structurlose Substanz sei und dass die individuelle Entwickelung mit einem Monerenstadium beginne. Bald erkannte ich, dass die Vererbungssubstanz eine specifische Structur haben müsse, welche eine Continuität der organischen Gestaltungen zwischen Ascendenten und Descendenten herstelle, indem diese Substanz ununterbrochen von Individuum zu Individuum übertragen werde. Diese Ideen hatte ich bereits selbstständig entwickelt, als ich auf der Naturforscherversammlung zu Strassburg im Jahre 1885 die Idee der Continuität des Keimplasma von Weismann bereits sorgfältig begründet vortragen hörte; auch war dieselbe bereits kurz im Jahre 1880 von Nussbaum und sogar schon 1876 von Bütschli (s. II S. 61) an weniger bekannter Stelle ausgesprochen worden. (Gleichwohl hat jüngst ein neuerer Autor, H. Driesch in einer Schrift „analytische Theorie der Entwickelung" die Auffassung der Gestaltung aus chemischen Processen wieder ausgedehnt angewendet (siehe II. Nr. 33)].

Digitized by Google

weniger verständlich. Sie ist zu vergleichen der Ausbildung der Recruten bei einem Regimente; immer werden neue Mannschaften durch die Unterofficiere eingeschult, „assimilirt"; und dies geschieht in den Regimentern jeder Waffengattung in anderer Weise. Und immer scheiden wieder alte oder getödtete aus dem Verbande aus. Als Ganzes betrachtet, wechselt fortwährend das Material, die Insubstantiirung und das Bleibende ist blos das Regiment als Abstractum, vertreten durch seine Statuten. Ebenso wie in einer Schule dem Regulativ gemäss im Laufe der Zeit durch ganz verschiedene Directoren und Lehrer den Schülern das Gleiche gelehrt wird; und immer ist dabei die Zahl der Lehrer, der Assimilatoren, eine relativ geringe gegen die Zahl der Schüler, der Assimilanden [s. II S. 79].

Bei der Entwickelung des Embryo ist es aber doch anders. Hier kommt zur Assimilation ein neuer Factor hinzu. Sehr wenige Lehrer, die Bestandtheile des befruchteten Eies, nehmen viele neue Bestandtheile von aussen auf und assimiliren sie. Aber das Neue, das Wunderbare ist nun, dass die Lehrer sich dabei weiter verändern und die Schüler ebenfalls. Die Statuten sind also keine festen, sondern für jede folgende Zeit andere, für Lehrer und Schüler. Ob nun den Statuten zuerst die Lehrer folgen und diese blos immer die Schüler assimiliren oder ob die Statuten auf Lehrer und Schüler zugleich fortbildend wirken, wissen wir nicht. Es ist eine Wanderung wie durch Elementarschule, Volksschule, Gymnasium, Universität nach einander, aber [57] mit der Besonderheit, dass die Schüler immer gleich zu Lehrern werden, dann in der nächst höheren Schule als Schüler eintreten, daselbst assimilirt, lehren und zur nächst höheren Schule als Schüler übergehen. Der Lehrer ist hier dem Schüler wohl immer nur um ein weniges voraus. Im Ganzen dasselbe findet bei unseren Schulen auch statt; aber das Räthsel in der Entwickelung des Eies ist, wodurch und wie sich aus den ursprünglichen Statuten der Elementarschule von selber nach einander die der Volksschule, des Gymnasiums und der Universität entwickeln. Ganz abgesehen von der Frage, wie die Einwirkung der Statuten auf die Lehrer stattfindet, indem wir annehmen, dass die Materie des Eies in ihrer specifischen

Digitized by Google

Constitution bereits die geschulten Lehrer der Elementarschule darstellt (s. Nr. 27, S. 307 u. f.).

Es ist aber klar und selbstverständlich, dass es keine einfachen Elementarlehrer sein können, wenn sie die Fähigkeit haben, sich von selber zu Gymnasiallehrern weiter zu entwickeln und ihre Schüler bereits in der nächsten Zeit ebenfalls zu Gymnasiallehrern vorzubereiten und diese letzteren nun sich selber zu Universitätslehrern ausbilden. Es wird von Anfang an wohl der Elementarunterricht anders gelehrt werden; er wird schon etwas von dem geläuterten Geiste des Gymnasiums an sich tragen, etwa als wenn ein Gymnasiallehrer den Elementarunterricht giebt; und die Fähigkeit der typischen weiteren Entwickelung muss potentia von vornherein vorhanden sein. Diese nothwendige Verschiedenheit von Anfang an ist es, welche His und Andere dem biogenetischen Grundgesetze von Fritz Müller und Haeckel mit Recht entgegenhalten. Unmöglich kann, wie His hervorhebt, ein Ei, welches die chemischen Bestandtheile zur späteren Entwickelung eines Menschen in sich trägt, in irgend einem Stadium wirklich gleich sein einem Ei, welches zur Entwickelung eines Vogels oder Amphibium fähig ist. Diese nothwendige structurelle und chemische Differenz kann nicht eine Zeit vollkommen [58] wirkungslos sein; und sie wird nicht blos zu Abkürzungen der Vererbung, sondern zu wirklichen Abweichungen führen müssen. Diese Differenzen werden sich morphologisch in früherer Zeit schon irgendwie, sei es für uns erkennbar oder nicht erkennbar, geltend machen müssen, ganz abgesehen von den allseitig anerkannten speciellen Anpassungen an die Geschlechtsorgane der Mutter.

Das biogenetische Grundgesetz in der Fassung, dass die embryonale Entwickelung eine, wenn auch in mancher Beziehung abgekürzte Wiederholung der Stammesgeschichte der Vorfahren sei, ist also empirisch nicht ganz richtig, ebenso wie auch das Newton'sche Gravitationsgesetz, das Mariotte'sche Gesetz, das Fallgesetz für die Wirklichkeit nicht zutreffend sind, [insofern das wirkliche Geschehen nie ihnen streng folgt]. Ersteres wäre blos richtig, wenn die Massen der gegen einander gravitirenden Körper beiderseitig blos in einem Puncte

Digitized by Google

vereinigt wären; das zweite wäre blos richtig, wenn die Molekel selber keinen Raum einnähmen; und wer hat drittens je einen geworfenen Stein nach dem Fallgesetz fallen sehen, ihn je eine wirkliche Parabel beschreiben sehen? Niemand! Und trotzdem wird es immer in der Schule und mit Recht gelehrt werden. Die analytische Betrachtung berechtigt, nöthigt uns dazu. Die Eine Componente des Luftwiderstandes weggedacht, ist das letztere Gesetz zutreffend; aber beim wirklichen Geschehen wirkt sie stets alterirend mit. Je kräftiger die ändernde Componente wirkt, um so mehr wird die Wirkung der anderen beeinträchtigt und schwerer erkennbar gemacht sein. Trotzdem aber nöthigt uns das Bestreben nach Verständniss der zusammengesetzten wechselnden Erscheinungen, analytisch zu verfahren und die einzelnen Componenten aufzusuchen und gegen einander abzuwägen. An der geworfenen Flaumfeder wird man auch bei sogenannter Windstille nichts mehr von einer Parabelbewegung beobachten; trotzdem ist ihr [59] zu Anfang die Tendenz einer solchen Bewegung mitgetheilt worden; und die Parabel würde sich aus der zickzackförmigen Falllinie rein herausconstruiren lassen, wenn man den Widerstand der bewegten Luft genau abzuziehen vermöchte.

Eine Art solcher gestaltenden Componenten der Entwicklungsgeschichte bezeichnet nun das biogenetische Grundgesetz, denn die Entwickelung der Organismen ist nicht blos eine Hervorbildung des Complicirten aus dem Einfachen auf dem geraden Wege, sondern es kommen Umwege dabei vor, und mancher gethane Schritt muss wieder zurückgethan werden. Wir erinnern nur an die bekannten Beispiele der Kiemenspalten und Kiemenarterien, welche nachträglich wieder zuwachsen müssen, ebenso an die Chorda dorsalis und an die überflüssigen, functionslosen Gebilde, den Hirnanhang Hypophysis, und die Zirbeldrüse. Mit dem Range einer solchen wichtigen, formgebenden Componente wird das „biogenetische Grundgesetz“ seine dauernde Berechtigung haben. Die Grösse seiner erkennbaren Wirkung aber muss für jedes Stadium der Entwickelungsgeschichte, für jedes Organ und für jede Thierclasse und Species besonders festgestellt werden (s. Nr. 6, S. 801).

Schliesslich sei es gestattet, noch einiges Theoretische über den

Digitized by Google

Grad der Vererbung, über die Verschiedenheit in der Uebertragung elterlicher Eigenschaften auf das Ei, respective auf den Samen zu sagen. Die Geschlechtszellen, also die ersten Fortpflanzungsproducte, sondern sich nach C. Grobben[1]) und M. Nussbaum[2]) bei manchen Thieren schon vor der Bildung der Keimblätter erkennbar in dem angelegten neuen Individuum ab. Dies weist auf eine gewiss hochgradige Selbstständigkeit derselben hin; und da sie schon so früh von ihrem Vater sich absondern, ehe dieser erheblich differenzirt ist, so beweist das, dass [**60**] sie die Erbschaft ihrer Vorfahren sehr bald potentia als eine Anweisung erhalten, ehe ihr Vater nur selber im Stande gewesen ist, die seine in Specialbesitz, in Einzelbildungen umzusetzen.

Trotzdem aber bleibt dieses früh von dem Vater, respective von der Mutter gesonderte Wesen doch in Abhängigkeit und in Verkehr mit ihnen, denn es muss sich nähren, vergrössern, vermehren; und dazu erhält es die Nahrung vom Vater durch chemischen Stoffverkehr, und durch diesen kann es nun auch in seiner Natur beeinflusst werden. Demnach muss es am wahrscheinlichsten sein, dass die chemischen Differenzirungen, die chemischen Alterationen der Eltern sich am leichtesten auf die Nachkommen übertragen, leichter voraussichtlich, als rein formale Veränderungen, wie etwa stärkere Ausbildung dieser oder jener Muskelgruppe. Weil wir die geistigen Eigenschaften, die Temperamente, chemischen Eigenthümlichkeiten, nicht morphologischen zuschreiben müssen [?], so ist die hochgradige Erblichkeit derselben verständlich und in gleicher Weise die hochgradige Vererblichkeit der Instincte und der Geisteskrankheiten. So ist es auch denkbar, dass chemische Alterationen der anderen Theile, etwa thatkräftigere chemische Constitutionen der Muskeln oder der Drüsen, welche durch geeignete Nahrung erworben worden sind, sich leichter auf das Kind übertragen.

Ob aber etwa Theile mit stärkerem Stoffwechsel, wie die Muskeln, Ganglienzellen, Drüsen, deren Nahrungsbestandtheile also vielleicht auch in grösserer Menge im Blute befindlich sind oder leichter diffun-

---

[1]) Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Wien. Bd. II.
[2]) Archiv für mikrosk Anatomie. Bd. 18.

Digitized by Google

diren, chemische Alterationen leichter übertragen, als die Theile mit geringerem Stoffwechsel, wie die Stützsubstanzen, ist nicht bekannt. Eine analytische Untersuchung hätte jedenfalls aber darauf zu achten, neben der hauptsächlichen Beobachtung des Unterschiedes der Vererblichkeit erworbener formaler und erworbener qualitativer Charaktere.

[61] Die geringere Vererbbarkeit später im Leben erworbener Eigenschaften als früherer, schon im Embryonalleben erworbener, angeborener könnte danach beruhen theils auf einer immer mehr zunehmenden Selbstständigkeit des Lebens der Geschlechtszellen, welche sich trotz der nöthigen grossen Nahrungszufuhr in electiven Eigenschaften bewähren kann; andererseits aber darauf, dass im Embryo oder im jugendlichen Körper ändernde Einflüsse leichter nicht blos local-formal bleiben, sondern man möchte sagen, leichter chemisch werden. Alle Gestaltung ist doch durch chemische Verhältnisse bedingt [?], so z. B. die Gestaltung des Oberarmes und seiner Muskeln, obgleich sie jedenfalls nicht anders zusammengesetzt sind, als die des Oberschenkels (s. Nr. 28, S. 663). So könnte vielleicht auch eine formale Veränderung, durch äussere Einwirkung auf den Embryo oder auf das geborene Individuum hervorgebracht, leichter eine chemische Veränderung bedingen [?] und als solche sich leichter auf den Samen übertragen. Die Leichtigkeit der Uebertragung chemischer Aenderungen auf die Geschlechtsproducte ist am bekanntesten durch die Uebertragbarkeit der Infectionskrankheiten, z. B. Blattern, Syphilis auf den Foetus oder auf den Samen; und bekanntlich kann nach v. Rosen, J. Hutchinson, E. Fränkel u. A. die Syphilis vom Vater allein auf das Kind übertragen werden, ohne dass die Mutter erkrankt.

Durch die Zurückführung erworbener Formänderungen auf chemische Aenderungen und durch deren leichtere Uebertragbarkeit auf den Samen und auf das Ei in dem chemischen Stoffwechsel, welcher zwischen ihnen und dem Vater resp. der Mutter stattfindet, wird das Problem der Vererbung als solches aufgehoben und die Erscheinung auf ein allgemeineres Problem, das der Gestaltung aus chemischen Processen, welches die Grundlage der ganzen Biologie ist, zurückgeführt. Neben diesem Probleme bleibt dann noch das [62] speciellere Problem der successiven chemischen

Digitized by Google

Aenderung im Ei, der chemischen Entwickelung des Eies, aus welchem sich dann die successive formale Entwickelung nach dem ersten Principe von selber ableitet[1]).

Das Zeitliche der Vererbung ist noch mit einem Blicke zu berücksichtigen; zwar nicht in der Hoffnung, dass vielleicht die primären, direct vererbbaren Charaktere erkennbar früher auftreten sollten, als die von ihnen erst in Abhängigkeit entstehenden secundären. Denn die Fühlung in allem Organischen ist eine sehr feine; und das Primäre ist dem Secundären meist nur um ein Zeit- und Raumdifferential voraus, so dass sie für unsere Beobachtung leider fast immer als gleichzeitig erscheinen, und die sichere Feststellung eines causalen Zusammenhanges blos experimentell, durch Aenderungen einer Componente geschehen kann. Nicht also in solcher Hoffnung gedenken wir am Schlusse dieses, für seinen nothwendig dürftigen Inhalt viel zu langen Capitels der zeitlichen Verhältnisse der Vererbung, sondern um für die Vererbung erworbener Eigenschaften eine gerechtere Beurtheilung zu erwirken.

Wer als vererbte eigentlich blos die angeborenen Charaktere betrachtete, konnte natürlich functionell erworbene Anpassungen der Eltern nicht als vererbbar constatiren; denn es trat allerdings nicht ein, dass die im zwanzigsten Lebensjahre des Vaters erworbenen Eigenschaften sogleich bis in die embryonale Zeit zurückrückten.

[1]) Siehe dagegen S. 208 Anm. Mit der daselbst ausgesprochenen Verwerfung des Principes der directen Gestaltung aus chemischen Processen ist natürlich auch die hier gezogene Folgerung aus demselben in Bezug auf das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften hinfällig; und das Princip einer chemischen Entwickelung ist statt als die Ursache nur als die Folge der formalen, structurellen Entwickelung aufzufassen. Bereits im Jahre 1881 habe ich mich in folgendem Sinne geäussert:

Da die Geschlechtszellen viel einfacher, jedenfalls aber anders gebaut sind als die aus ihnen hervorgegangenen Individuen, so müsste im Falle der Vererbung vom Individuum erworbener Eigenschaften auf die Nachkommen jede nach der ersten Theilung des befruchteten Eies erworbene Eigenschaft bei der späteren Uebertragung auf das descendente Ei resp. auf den Samenkörper in eine weniger differenzirte (oder wenigstens anders beschaffene) Qualität verwandelt werden. Es müsste also eine Zurückverwandlung, Implication des Mannigfachen, Entwickelten, des Explicitum in ein Einfacheres, Unentwickeltes Implicitum stattfinden (s. Jahresber. d. Anat. u. Physiol. anat. Abh. 1881. S. 396.]

Digitized by Google

Dieses Zurückrücken erworbener Eigenschaften ins Embryonalleben findet wohl nur sehr langsam statt; und es ist daher selbstverständlich, dass die erst in höherem Alter erworbenen Eigenschaften auch nur wenig früher durch Vererbung bei den Nachkommen auftreten werden; wie es selbstverständlich ist, dass die embryonal erworbenen Variationen auch gleich wieder im Embryonalleben der Nachkommen zum Vorschein kommen. In Folge dieses langsamen [**63**] Zurückrückens müssen viele Generationen vergehen, ehe eine im Mannesalter erworbene Eigenschaft schon in früheren Jugendstadien auftritt. Daher kann bei der wechselnden Beschäftigung der Menschen sehr leicht eine vererbte Eigenschaft, ehe sie noch offenbar geworden ist, durch andere Lebensweise des Nachkommen wieder aufgehoben werden, so dass ihre Vererbung gar nicht erkennbar zu Tage tritt.

Das sind wohl die Gründe, dass zur erkennbaren Vererbung sogenannter erworbener Veränderungen viele Generationen hindurch dauernde Einwirkung der umgestaltenden Ursache erforderlich ist, einmal, um die Eigenschaft mehr zu befestigen, andererseits, um sie in früheren Stadien des Lebens auftreten zu lassen. [?]

Es scheint mir ferner eine berechtigte Auffassung zu sein, welche Darwin in einem trefflichen Beispiele ausspricht, (ohne indessen das Princip zu entwickeln), indem er erwähnt, dass mit dem zunehmenden Alter die Handschrift des Menschen manchmal mehr Aehnlichkeit mit der des Vaters erlange. Dem liegt der Gedanke zu Grunde, dass vererbte erworbene Eigenthümlichkeiten der Vorfahren, statt nach der Jugend zurückzurücken, durch die ändernden Einflüsse der Aussenwelt auf die bildsame, anpassungsfähige Jugend unterdrückt werden können und erst im reiferen Alter[1]), wenn einmal diese Wechsel-

[1]) Später habe ich an mir eine Wahrnehmung gemacht, welche dieser Thatsache eine andere Bedeutung zu verleihen geeignet ist. Wenn ich einen Brief beantworte, so nimmt meine Schrift in Grösse, Steilheit und Deutlichkeit der Buchstaben und in manchen sonstigen Merkmalen, ohne besondere Beabsichtigung meinerseits, einige Aehnlichkeit mit der Schrift des vor mir liegenden Briefes an; und beim Schreiben an Personen, deren Schrift mir gut bekannt ist, geschieht dasselbe in noch höherem Grade auch schon dadurch, dass mir unwillkürlich ihre Schrift vorschwebt. Ich muss manchmal besondere Obacht aufwenden, um diese unbeabsichtigte Nachahmung zu unterlassen.]

Digitized by Google

wirkung mit der Aussenwelt eine geringere geworden ist, mehr und mehr hervortreten. Ich glaube dem entsprechend beobachet zu haben, dass beim Manne die Familiencharaktere, besonders die geistigen, manchmal erst im späteren Alter mehr und mehr sich ausbilden und zum Vorschein kommen, nachdem sie in der Jugend durch Erziehung ausserhalb der Familie unterdrückt worden waren.

II.

Der Kampf der Theile im Organismus als züchtendes Princip.

Πόλεμος πατὴρ πάντων.

Heraklit.

A. Begründung.

Wohl Manchem mag die Aufschrift dieses Capitels und des Buches befremdlich erscheinen, da sie andeutet, dass in dem thierischen Organismus, in welchem alles so vorzüglich geordnet ist, in dem die verschiedensten Theile so trefflich ineinander greifen und zu einem hochvollendeten Ganzen zusammenwirken, dass darinnen ein Kampf unter den Theilen stattfinde, also an einem Orte, wo alles nach festen Gesetzen sich vollzieht, ein Widerstreit des Einzelnen existire. Und wie könnte ein Ganzes bestehen, dessen Theile unter einander uneins sind?

Und doch ist es so. Es geht im Organismus, wie sich zeigen wird, nicht alles friedlich neben einander und mit einander hin, weder im Stadium der Gesundheit und noch weniger in dem der Krankheit. Für letzteren Fall ist zwar die Vorstellung einer inneren Uneinigkeit der Theile geläufig, aber die zerstörenden Wirkungen derselben haben wir auch täglich vor Augen.

Wie aber soll das Gute, das Dauernde aus dem Streite, aus dem Kampfe hervorgehen? So fragt vielleicht noch einmal ein durch die Arbeit der letzten Decennien nicht von der allgemeinen Wahrheit Ueberzeugter, dass alles Gute nur aus dem Kampfe entspringt[1]).

[1]) Die Einwendungen, welche Moritz Wagner gegen diese Bedeutung des Kampfes für die Entstehung des Dauerfähigen gemacht hat, sind von mir widerlegt

Digitized by Google

[65] „Der Streit ist der Vater der Dinge", sagt Heraklit, und die Folgerungen, welche Empedocles, Darwin und Wallace aus diesem Principe abgeleitet haben, sind bekannt und im vorigen Capitel besprochen. Wie dort der Kampf der ganzen Individuen zum Uebrigbleiben der Besten führte, so kann er es wohl auch unter den Theilen zur Folge gehabt haben und noch haben, wenn Gelegenheit zu einer derartigen Wechselwirkung der Theile im Innern gegeben ist. Kann der Staat nicht bestehen, wenn die Staatsbürger allenthalben unter einander wetteifern und blos die Tüchtigsten zu allgemeinerem Einfluss auf das Geschehen gelangen?

[Das Wort „Kampf" wird im Folgenden, wie in den Darwinistischen Schriften oft, ja zumeist in einem übertragenen Sinne gebraucht, in dem Sinne, dass das Eine durch die Existenz des anderen benachtheiligt wird, selbst wenn beide nicht mit einander in directe Wechselwirkung treten, wie es z. B. bei der Concurrenz, bei dem Wettbewerb geschieht. Daher habe ich statt des Wortes Kampf der Theile später auch die das Ergebniss desselben bezeichnenden Ausdrücke „Theilauslese" s. „Partialauslese" dafür eingeführt (s. Nr. 7 S. 137).

Die Concurrenten brauchen von einander gar nichts zu wissen, die Benachtheiligung des einen durch den andern findet doch statt; denn wenn der bessere Concurrent um eine gut nährende Stelle nicht vorhanden gewesen wäre, so würde der minder gute die Stelle erhalten haben, und er und seine Nachkommen brauchten nicht zu darben.

Bei der Concurrenz um den Raum wird die Wechselwirkung directer. Zwar kann auch der Eine dem Andern den Raum einfach vorwegnehmen; will aber der Andere in denselben umgrenzten Raum hinein, so muss es zu directer Druckwirkung beider auf einander kommen. Sind zwei wachsende, sich ausdehnende Wesen in demselben durch feste Widerstände umgrenzten und von ihnen bereits erfüllten Raum, so kann die Ausdehnung des Einen nur unter directer activer Schädigung auf Kosten des Andern

in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht der Anatomie und Physiologie, Abthlg. f. Anat. 1880. S. 392 u. f. Daselbst finden sich auch die Ursachen der Variationen der Organismen zusammengestellt.]

Digitized by Google

geschehen; und der stärker Drückende wird mehr Raum gewinnen als der Schwächere. Ein solcher directer Kampf ist nicht blos an das Vorhandensein von Bewusstsein, an die Absicht, den Anderen zu schädigen, gebunden, sondern im Wesen das Gleiche geschieht, wenn zwei unbewusst sich ausdehnende Gebilde im beengten Raume sich finden (s. Nr. 18, S. 492 u. f.).

Es ist daher nicht einzusehen, wie WUNDT in solcher Anwendung des Wortes „Kampf" eine „teleologische Umdeutung" bisher angeblich in ihren „ursächlichen" Beziehungen erfasster Verhältnisse erblicken kann (s. S. 145).

Diese Arten von Kampf führten zu einer „Auslese" des Stärkeren, Dauerfähigeren oder wie man sagt zum Ueberleben, zum Uebrigbleiben des Passenderen.

Dasselbe Resultat ergiebt sich aber in manchen Verhältnissen auch ohne jede solche directe oder indirecte Wirkung von Gebilden auf einander, einfach durch Selbstausmerzung oder Selbstelimination, indem Gebilde oder Vorgänge, die unter den gegebenen Verhältnissen nicht dauerfähig sind, von selber aufhören, während andere, die dauerfähig sind, andauern; letztere Gebilde müssen sich dann allmählich in der Welt aufspeichern, da sie erhalten bleiben.

Beide Arten dieser die dauerfähigen Qualitäten „züchtenden Auslese" kommen innerhalb des Organismus vor und bilden den Gegenstand des nachstehenden Capitels; und in den späteren Abschnitten werden die gestaltenden Wirkungen der so gezüchteten Qualitäten dargelegt. Nach dem Principe: a potiori fit denominatio ist diesem Capitel und dem ganzen Buche der Titel „der Kampf der Theile im Organismus" gegeben worden. Doch hätte statt dessen nach dem gemeinsamen Resultat dieser verschiedenen Vorgänge auch der Titel: **„Die züchtende Theilauslese im Organismus"** gewählt werden können; was vielleicht in Rücksicht auf die stets überwiegende Zahl der nur flüchtig Lesenden besser gewesen wäre.]

Ist nun aber im Organismus Gelegenheit zu einer derartigen, zur Auslese, zur Züchtung des Besten führen-

Digitized by Google

den Wechselwirkung der Theile gegeben? Das ist die Frage, von welcher in erster Instanz alles abhängen muss.

Zunächst ist zur Beantwortung derselben zu erwähnen, dass selbst in den höchsten Organismen die Centralisation zum Ganzen gar nicht eine so vollkommene, wie man sie sich noch oft vorstellt, nicht eine derartige ist, dass alle Theile nur in dem Organismus, welchem sie angehören, und nur an der Stelle ihres normalen Sitzes bestehen könnten und somit, vollkommen in Abhängigkeit, nur als bestimmte Theile eines Ganzen in fest normirter Weise zu leben vermöchten.

Virchow hat schon vor fast dreissig Jahren[1]) auf die Selbstständigkeit der Zellen hingewiesen, und die Transplantationsfähigkeit von Zellen des einen Organismus auf den anderen und von einer Stelle desselben Organismus auf eine andere dafür angeführt. Gegenwärtig sind wir im Stande, Theile der Oberhaut (Epidermis), ganze Stücke der vollständigen Haut mit Drüsen und Haaren, ferner der Knochenhaut, der Hornhaut des Auges und einzelner Haare von einem Individuum vollkommen losgelöst auf das andere zu übertragen, mit dem Erfolg, dass sie eine Zeit [**66**] lang oder dauernd leben bleiben und eventuell weiter wachsen. Aber viel grösser ist bekanntlich diese Fähigkeit bei denjenigen Organismen, welche dem Vorgange den Namen gegeben haben, bei den Pflanzen, wo ganze Organcomplexe, Knospen, übertragbar sind und ein abgeschnittener Zweig sich zu einem selbstständigen Stock entwickelt.

Virchow[2]) spricht danach folgendes Urtheil aus:

„Wenn es möglich ist, aus dem Verbande des menschlichen Körpers gewisse Elemente oder Gruppen von Elementen zu trennen, ohne dass sie aufhören, Lebenseigenschaften zu äussern und sich zu erhalten, so folgt daraus, dass jener Verband nicht in dem hergebrachten Sinne ein einheitlicher, sondern vielmehr ein gesellschaftlicher oder genauer ein genossenschaftlicher (socialer) ist. Aus demselben können Elemente oder Elementargruppen ausscheiden, ohne dass der Bestand der Genossenschaft vernichtet wird; ja der Eintritt

[1]) Virchow's Archiv f. patholog. Anat. u. Physiol. Bd. 4. 1852. S. 378.
[2]) l. c. Bd. 79. S. 186.

Digitized by Google

kann sogar die Wirkung haben, die Genossenschaft aufzubessern und zu stärken."

Ausser diesem Beweise, dass viele Theile nicht in absoluter Abhängigkeit von dem Ganzen stehen, spricht sich eine gewisse individuelle Freiheit derselben schon in der embryonalen Entwickelung dadurch aus, dass die vererbten Formenbildungen nicht durch eine vererbte Normirung der Leistungen jeder einzelnen Zelle, sondern blos nach allgemeinen Normen für die Grösse, Gestalt, Structur und Leistung jedes Organes hergestellt werden, so dass für die Einzelausführung, für den Aufbau aus den einzelnen Zellen ein gewisser Spielraum bleibt, innerhalb dessen sich das Geschehen gegenseitig selber regulirt.

Dies erkennen wir aus der Ungleichheit der Theile jedes Organes. Keine Leberzelle gleicht vollkommen in Grösse und Gestalt der andern, und doch fügen sie sich alle zu dem nach [67] einem bestimmten Typus gebauten leistungsfähigen Organe zusammen. Unmöglich kann durch die Vererbung von vornherein bestimmt sein, dass die hundertste oder eine andere Leberzelle genau diese von allen anderen etwas abweichende Grösse und Gestalt haben und unter diesem Winkel, welcher für jede etwas verschieden ist, sich mit den vorhergebildeten und nachfolgenden Zellen verbindet; sondern die nachfolgende Zelle fügt sich nach ihrer Individualität an die vorhergehende an, dabei [ausser durch Anpassung an die Gestalt des zwischen den Capillaren befindlichen Raumes, s. S. 134] bestimmt durch die in ihrer vererbten „Qualität" liegenden Bedürfnisse einer gewissen Berührung mit der Capillare, mit Nachbarzellen etc. im Uebrigen aber frei.

Das embryonale Geschehen findet offenbar statt wie die Ausführung von Submissionsarbeiten, z. B. eines Baues, für welchen Material, Grösse, Gestalt, innere Einrichtung und dieses blos, soweit sie durch die beabsichtigte Verwendung, also durch die Function des Hauses bestimmt werden, normirt wird. Dagegen ist vieles in der Einzelausführung, z. B. die Lagerung der einzelnen Steine, und wenn sie Natursteine, also ungleich sind, ihre Zusammenfügung dem Unternehmer und seinen Gehülfen frei überlassen, wenn sie nur so

Digitized by Google

geschieht, dass sie die bedungene Function zu verrichten vermögen. So wird denn ein Stein nach dem anderen eingefügt und der nachfolgende dem vorhergehenden in Lage, Grösse und Gestalt angepasst; oder eventuell auch einmal umgekehrt kommt es vor, dass der nachfolgende, wenn er gross genug ist, die vorhergehenden zwingt, sich ihm anzupassen[1]).

Aber durch all' das entsteht noch kein Kampf in unserem Sinne, keine zur Bevorzugung, zur Züchtung des Geeigneteren führende Wechselwirkung der Theile. Diese ergiebt sich erst, wenn wir die „vitalen Eigenschaften" des Organischen, insbesondere das Wachsthum und die Vermehrung zur Geltung kommen lassen.

Beim Organischen sind die Bausteine nicht vorher alle fertig gemacht und werden dann blos nacheinander zusammen- [68] gefügt, sondern hier sind die nachfolgenden immer die Producte, die Nachkommen der vorherigen. Sofern nun die schon anwesenden Zellen eines jugendlichen oder noch embryonalen Organismus nicht alle einander gleich sind, sondern die eine, durch irgend eine besondere vererbbare Eigenschaft begünstigt, mehr Nachkommen zu produciren vermag, als die andere, so wird diese, indem sie mehr Nachkommen hervorbringt, einen grösseren Antheil an dem ganzen Organismus

[1]) S. Samuel spricht sich in ähnlichem Sinne aus, indem er (Handbuch der allgem. Pathologie III. Abth. 1878. S. 530) sagt: „Progressive Gewebsveränderungen nach Fortfall von Wachsthumshindernissen sind eine sehr häufige und unter den mannigfachsten Formen zur Beobachtung kommende Erscheinung". „Wir haben schon öfter ausgesprochen, dass die Architectur des Organismus das Werk aufstrebender, aber sich gegenseitig beschränkender Wachsthumskräfte ist."

Auch C. Weigert sagt (Artikel „Entzündung" in der Realencyklopädie der gesammten Heilkunde. Wien 1880. Sep.-Abdr. S. 12) entsprechend, dass „die Gewebe sich gegenseitig an einem unbegrenzten Wachsthum hindern" und (Seite 13): „Pathologische Gewebsbildungen entstehen, wenn irgendwie das normale Gegenseitigkeitsverhältniss der Gewebe und Gewebstheile zu einander gestört wird, wenn die physiologischen Schranken wegfallen, die ein Gewebstheil dem anderen setzt". Seite 14: „Ebenso aber wie beim Embryo alle Stellen, welche nicht durch specifisches Gewebe eingenommen sind, durch Bindegewebe ausgefüllt werden, so gilt auch hier (scil. in der Pathologie) das Gesetz, dass überall da, wo specifische Zellen und deren Abkömmlinge aus irgend einem Grunde zum Ersatze eines Defectes nicht ausreichen, dann Bindegewebe dieses Vacuum ergänzt", „wobei aber in vielen Fällen ein gewaltiger Ueberschuss von Zellen und Gefässen gebildet wird". Aus diesem Principe leitet Weigert einen neuen Zusammenhang mancher wichtiger Vorkommnisse z. B. bei Nephritis, Myocarditis und den grauen Atrophieen im Centralnervensysteme ab.]

Digitized by Google

haben als die andere; und indem ihre Nachkommen die günstige Eigenschaft von ihr ererbt haben, wird die schon grössere Zahl derselben wiederum im Stande sein, sich in hervorragenderer Weise durch Vermehrung am Aufbaue des Ganzen zu betheiligen.

Ist das Individuum schon erwachsen, handelt es sich also blos um die physiologische Regeneration, so kann dabei ganz das Gleiche stattfinden; denn sobald eine Zelle im Absterben ist, wird ceteris paribus von den Nachbarzellen diejenige, welche zufolge ihrer Natur am kräftigsten ist, am meisten zur Vermehrung tendirt, die abgeschiedene ersetzen; und da deren Nachkommenschaft wiederum kräftiger sein wird, so wird bei Wiederholung der Gelegenheit diese Nachkommenschaft allmählich in immer weitere Kreise dringen.

Eine solche Wirkung ist aber, wie sich aus unserer Annahme ergiebt, nur möglich, wenn die Theile in ihrer bezüglichen, auf ihre Nachkommen vererbbaren Qualität nicht vollkommen gleich unter einander sind, sich also nicht fortwährend das Gleichgewicht zu halten vermögen. Bei absoluter Gleichheit aller gleich fungirenden Theile müsste auch der Antheil aller am Aufbau des Organismus oder an der Regeneration desselben der gleiche sein; und nur „äussere" begünstigende Momente, wie günstigere Lage zu einem Blutgefässe etc., könnten eine Bevorzugung hervorbringen, welche aber nur gering und vorübergehend wäre, da sie nicht auf die Nachkommen übertragbar ist. Uebertrüge sie sich aber auf die Nachkommen, so wäre das ein Beweis, dass sie in der Natur der mütterlichen [**69**] Zelle begründet, also eine innere, keine äussere Begünstigung war (s. Nr. 4 S. 96).

Die „qualitative" Ungleichheit der der gleichen Function dienenden Theile wird also die Grundlage des „züchtenden" Kampfes der Theile sein müssen; aus ihr ergiebt sich der Wettkampf von selber in Folge des Wachsthums und, wie wir gleich hinzufügen wollen, auch schon einfach in Folge des Stoffwechsels. Denn, da alle Theile sich im Stoffwechsel verzehren, so werden sie zur Erhaltung und zur Production sich ernähren müssen; und dabei werden diejenigen Theile, welche mit der vorhandenen Nahrung oder aus sonst einem Grunde zufolge ihrer bleibenden Qualität

Digitized by Google

weniger gut, d. h. weniger rasch und weniger vollkommen sich zu regeneriren vermögen, bald in erheblichen Nachtheil gegen andere, günstiger angelegte kommen.

Aber die Voraussetzung des Ganzen, die qualitative Ungleichheit der Theile von vornherein, ist sie vorhanden? Ist sie nicht eine willkürliche Annahme? So wird heutzutage, wo wir uns gewöhnt haben, auf alle Verschiedenheiten selbst des scheinbar ganz Gleichartigen zu achten, nur noch der Laie fragen, der vielleicht einen Blick in diese Schrift wirft. Jeder Naturkundige weiss, dass nie dasselbe Geschehen unverändert längere Zeit fortbesteht, nie in vollkommen gleicher Weise wiederkehrt, dass alles in fortwährendem Wechsel ist, das Anorganische wie das Organische.

Wie schwer ist es, und was für besonderer Vorkehrungen bedarf es, um nur relativ einfaches Geschehen gleichmässig zu erhalten, z. B. eine gleichmässige Glasmischung zu dem Objectiv eines grösseren astronomischen Fernrohres herzustellen; wie theuer müssen wir jede Gleichmässigkeit bezahlen in allen Producten unserer Industrie, seien es gleichmässige Stoffe oder Färbungen, oder eine gleichmässige Theilung oder Dicke oder Oberfläche etc., kurz jede Gleichmässigkeit auf einen grösseren [70] Raum oder in der Wiederholung an mehreren Gegenständen, weil es so schwer ist, etwas constant zu erhalten; denn alles, selbst die metallenen Maschinen werden fortwährend verändert, sei es durch Wärme oder Abnutzung oder sonst etwas. Nichts ist absolut constant zu erhalten, denn alles ist in fortwährendem Wechsel und alles beeinflusst sich gegenseitig. Immer erfüllen die lebendigen Kräfte, sei es in Form von Massenbewegung oder von Molekularbewegung als Wärme, Licht, Electricität den Raum und wirken verändernd aufeinander und auf das Material der Spannkräfte. Nichts steht isolirt in der Welt da, am wenigsten aber der Organismus, der fortwährend von der Aussenwelt Stoffe aufnehmen und umsetzen muss. Je complicirter das Geschehen, um so schwerer die Constanterhaltung. Gleichen schon nie zwei Krystalle in allen Eigenschaften vollkommen einander, um wie viel weniger zwei Organismen.

[Die morphologische Assimilation, der die grössten Räthsel einschliessende Grundprocess des Organischen, ist ja von bewun-

Digitized by Google

derungswürdiger Vollkommenheit (s. II S. 79); sie muss bei der steten Aenderung äusserer Umstände also ausserordentlich durch Selbstregulationsmechanismen gesichert sein; aber absolut Vollkommenes giebt es nicht; daher muss auch sie zu Aenderungen, zu Variationen der Stoffe in den Zellen und der Zellen desselben Gewebes untereinander Veranlassung geben; und sofern solche Variationen in den Keimzellen auch nur minimal sind, werden sie in den Zellen des entwickelten Individuums erheblich grösser sein.]

Nicht die Jungen Eines Wurfes, nicht die Theile Eines Organes, nicht die Zellen desselben Gewebes gleichen einander, sind mit einander identisch in Form und Qualität. Das äussert sich schon sehr nützlich darin, da nicht alle Zellen zugleich in denselben Perioden ihres Lebens sich befinden, denn sonst würden sie beim physiologischen Tode alle zugleich absterben, und durch den Ausfall des ganzen betreffenden Organes würde der Organismus vernichtet werden.

Zwar ist jetzt der Organismus [offenbar durch äusserst vollkommene Selbstregulationsmechanismen bei allen Gestaltungsprocessen derart] regulirt [s. Nr. 4 Cap. V u. Nr. 8 S. 421], dass er trotz des Wechsels der äusseren Bedingungen und der unendlichen Complication des eigenen Innern sich annähernd constant erhält; aber diese *Constanz* ist doch nur eine annähernde, blos für flüchtige Betrachtung vorhandene; und die steten Veränderungen lassen sich, wie Darwin uns gelehrt hat, zu recht erheblichen Graden summiren. Auf niederer Stufe des organischen Lebens ist die Variabilität noch grösser; und sie muss früher, ehe auch für diese Organismen ein gewisses sich ins Gleichgewicht [**71**] setzen mit der Umgebung eingetreten, und die regulatorischen Fähigkeiten so ausgebildet waren, noch viel grösser gewesen sein.

So ist denn schon jedes Samenthierchen und jedes Ei vom andern unterschieden; und, da es das Wesen der Entwickelung ist, aus dem mehr Gleichartigen das Ungleichartige, aus dem Einfacheren das Complicirtere hervorzubilden, so liegt es dabei besonders nahe, dass durch alterirende äussere Einwirkungen diese Bildungen differenter Qualitäten und Formen etwas abgelenkt und so neue Verschiedenheiten unter den Theilen des Organismus hervorgebracht werden.

Digitized by Google

Durch diese Ungleichartigkeiten, welche durch den Wechsel der Bedingungen fortwährend nicht blos an den Ganzen, sondern auch an den Theilen derselben hervorgebracht werden, war es von vornherein unmöglich, dass Gestaltungsgesetze sich ausbilden konnten, welche das Einzelgeschehen bis in die letzte Zelle und das letzte lebensthätige Molekel von vornherein normirten. Derartige Bestimmungen hätten bei dem fortwährenden Wechsel in den Verhältnissen nie zum Aufbaue eines Organismus führen können; wie ein Feldherr keine Schlacht gewinnen würde, der statt der allgemeinen Befehle an die Generäle über die Aufstellung und Verwendung der Truppen, von vornherein Specialbefehle bis herab zu den Thaten des Lieutenants oder des einzelnen Mannes geben wollte; denn die Leistungen aller müssen fortwährend den wechselnden Verhältnissen angepasst werden und das Geschehen im Kleinen umsomehr, als dessen Umstände leichter verändert werden als die des Geschehens im Grossen. So müssen die einzelnen Zellen sich immer aneinander und an neue, durch ändernde Einwirkung hervorgebrachte Verhältnisse anpassen können.

Der durch die qualitative Verschiedenheit der lebenden Theile hervorgerufene züchtende Kampf unter denselben wird also mit der vor-[72]maligen Entstehung des Lebens begonnen und seitdem nicht aufgehört haben; und es ist dabei natürlich, dass die allgemeinsten Eigenschaften zuerst gezüchtet worden sind, so dass der erste Anfang dessen, was wir im Folgenden zu entwickeln haben werden, zum Theil schon in der Zeit der Entstehung des Organischen (s. Nr. 4, S. 231 u. II S. 85) zu suchen ist. Und ebenso ist es selbstverständlich, dass in Zeiten *stärkerer Variabilität* der Kampf der Theile auch entsprechend heftiger und von grösserer Bedeutung hat sein müssen, als in den Perioden der annähernden *Constanz der Arten.*

Ueber die Zeiten aber, oder physiologisch gesprochen über die Zahl von Generationen, welche nöthig war zur Ausbildung der zu besprechenden Eigenschaften, können wir ebenso wenig etwas auch nur annäherungsweise Richtiges sagen, als wir über die Grösse der in früherer Zeit auf einmal vorgekommenen Variationen und über

Digitized by Google

die Energie der früheren Lebensprocesse etwas wissen. [Weiteres siehe Nr. 8 S. 420.]

[Ehe wir zum Speciellen übergehen, ist über einige Vorläufer in der Erkenntniss vom Kampf der Theile zu berichten.

Zunächst hat Herr G. J. Romanes für Herrn Herbert Spencer die Priorität in Anspruch genommen, indem er darauf hinweist (s. S. 141), dass dieser Autor bereits vielfache Vergleiche zwischen den Vorgängen in einem Staate als socialem Organismus und den Organen eines Individuums gezogen habe.

Diese Vergleiche finden sich in dem ersten Band von des Verfassers „Principien der Biologie" (S. 211 der deutschen Ausgabe[1]).

Spencer sucht hier „aus den Gesetzen der Anpassungsveränderungen in der Gesellschaft den Schlüssel für die Gesetze der Anpassungsveränderungen der Organismen zu gewinnen". Doch beziehen sich seine Vergleiche nur auf die functionellen Correlationen verschiedener Organe untereinander, also auf die functionelle Anpassung, sowie auf die Concurrenz der verschiedenen Organe um die Nahrung; nicht aber auf einen Kampf der gleichartigen Theile, welcher, wie wir sahen, zur Auslese des Besten führt und in Folge dessen die Grundlage der Erörterungen dieses Buches bildet, indem er die Grundlage für eine neue Erklärung der functionellen Anpassung angiebt, welche von derjenigen Spencer's auf's Wesentlichste verschieden ist; zugleich wird die von Spencer angenommene ältere Erklärung von mir als unrichtig nachgewiesen (s. Nr. 4, S. 137 u. f.).

Weiterhin erwähnt Charles Darwin in seinem oben citirten Briefe gelegentlich der Besprechung meines Buches: „Ich glaube, G. H. Lewes deutete dieselbe fundamentale Idee an, nämlich dass innerhalb eines jeden Organismus zwischen den organischen Molecülen, den Zellen und den Organen ein Kampf bestehe." Ich habe jedoch eine bezügliche Stelle nicht aufgefunden; und selbst Romanes, an welchen dieser Brief gerichtet ist, weist in seiner Besprechung nicht auf eine solche hin, so dass diese Sache vorläufig noch zweifelhaft erscheint.

[1]) Stuttgart 1876.

Digitized by Google

In erheblichem Maasse kommt dagegen, wie ich zu meinem lebhaften Bedauern erst nachträglich entdeckt habe, Ernst Haeckel eine Priorität zu; denn in seiner Schrift über die „Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen“[1]) findet sich folgender bezüglicher Ausspruch: S. 47 „Indem wir so Lamarck's Lehre von der Vererbung der Abänderungen — dieser wichtigsten Voraussetzung von Darwin's Selectionstheorie — von den grossen vielzelligen Thieren und Pflanzen, an denen sie uns handgreiflich vor Augen tritt, auf die Plastiden (Cytoden und Zellen) und von diesen wiederum auf die sie zusammensetzenden Plastidule übertragen, machen wir natürlich auch für diese letzteren die Consequenzen geltend, welche für die ersteren sich aus der Selectionstheorie ergeben. Offenbar herrscht „der Kampf um's Dasein unter den Molekeln“, den Pfaundler 1870 zuerst beleuchtete, im eigentlichsten Sinne und vor allem unter den activen Plastidulen. Diejenigen Plastidule, welche den eigenen Existenz-Bedingungen sich am besten anpassen, d. h. welche das von aussen eindringende flüssige Nahrungsmaterial am leichtesten aufnehmen, und die dadurch bedingte Umlagerung ihrer Atome am bereitwilligsten vollziehen, werden natürlich die stärkste Assimilation ausüben und so bei der Fortpflanzung der Plastiden das Uebergewicht erlangen.“

Haeckel überträgt also hier im Allgemeinen den Kampf der Individuen auf die sich ernährenden Theile des Organismus und leitet im Speciellen aus ihm ab, dass diejenigen Zelltheile, welche am besten Nahrung aufnehmen und assimiliren können, sich am raschesten vermehren und daher einen grösseren Antheil am Aufbau des Individuums erlangen werden als andere in dieser Richtung minder qualificirte[2]).

[1]) Berlin 1876. S. 47.]

[2]) Im Jahre 1879 theilte ich Herrn Professor Haeckel brieflich meine Absicht mit, eine Abhandlung über den Kampf der Theile im Organismus und seine auslesenden nnd gestaltenden Wirkungen zu verfassen und bat ihn um seine Meinung über dieses Vorhaben. Er billigte dasselbe und empfahl, dem Haupttitel „der Kampf der Theile“ den Zusatz beizufügen: „als züchtendes Princip im Zellenstaat“. Aus Gründen der Einfachheit habe ich damals diesen sehr bezeichnenden Zusatz weggelassen, sehr zum eigenen Nachtheil, denn manche Leser haben diese Hauptsache

Digitized by Google

Im Jahre 1879 erschien ein in Prag gehaltener Vortrag Wilhelm Preyer's[1]) über „die Concurrenz in der Natur", in welchem gleichfalls der Kampf der Theile im Organismus, aber von einer anderen Seite, verwerthet wird als in der kurzen Ausführung Haeckel's.

Preyer sagt (S. 25):

„Das Concurrenzgesetz gestattet eine noch wenig oder kaum beachtete Anwendung auf alles Lebende im weitesten Sinne. Nicht nur Menschen, Thiere und Pflanzen concurriren mit einander um das, was zur Erhaltung und Verschönerung des Lebens benöthigt wird, sondern dasselbe gilt wenigstens, was die Erhaltung und Ausbreitung betrifft, von den zusammen wachsenden Theilen, aus denen die einzelnen Organismen bestehen und von den natürlichen Gruppen, in welchen die Pflanzen, Thiere und Menschen zusammenleben."

Nach der Erwähnung der Zerlegung des Eies in Zellen und der Differenzirung der Zellen zu Geweben fährt Preyer fort (S. 26): „Alle diese Gewebe wachsen, und es ist klar, dass sie sich gegenseitig im Wachsthum beeinträchtigen müssen. Denn alles Wachsen verlangt Raum. Im Ei ist aber der Raum beschränkt, und wenn auch bei vielen Thieren das Ei auch selbst mitwächst, so ist doch auch hier eine Grenze, die bald erreicht wird." „So kommt es, dass auch im geborenen, sich entwickelnden und erwachsenen Wesen fast alle Theile mit allen Functionen sich gegenseitig Concurrenz machen. Ein normaler Bestand ist nur durch möglichst gleichmässige Wirksamkeit aller Theile möglich, d. h. durch Compromisse, von denen ich schon sprach. In der That rächt sich

nicht erfasst und dem Buche (oder dem Titelblatt?) blos entnommen, dass ich „Correlationen im Organismus als „„Kampf der Theile"" bezeichnet hätte". Da Herr Haeckel mich in seiner Antwort nicht auf seine Priorität verwies, und da in den bezüglichen Hauptschriften Haeckel's, in der „generellen Morphologie der Organismen" und in der „Schöpfungsgeschichte" vom Kampf der Theile nicht die Rede war, so glaubte ich, dass dieser Gedanke ihm fremd gewesen sei. Derselbe Irrthum ist auch seinem Jenenser Collegen, Herren Professor Wilh. Preyer, passirt, welcher gleich mir zuerst im Jahre 1879 eine Schrift publicirte, in welcher kurz auf den Kampf der Theile hingewiesen wurde, ohne der Priorität Haeckel's zu gedenken.]

[1]) Nord u. Süd, Monatsschrift, Breslau. Februarheft 1879. Ich citire nach dem 2. Abdruck vom Jahre 1882.]

Digitized by Google

allemal die einseitige, übertriebene Ausbildung und Thätigkeit eines Gewebes oder einer Art von Organen."

„Denn ähnlich wie die Zellen mit einander und die aus Zellen zusammengesetzten Gewebe mit einander concurriren, wetteifern auch die aus Geweben bestehenden Organe und Organcomplexe in jedem Organismus mit einander. Und hierin liegt die Ursache der begrenzten Grösse jedes Theiles." „Die Leber, die Lunge, das Auge, sie können nicht über ein gewisses Maass hinaus wachsen wegen der Concurrenz mit den anderen Organen. Daraus ergiebt sich nothwendig die Begrenztheit des Leistungsvermögens der Theile und damit des Ganzen. Schon die Erfahrung des täglichen Lebens zeigt, dass, wer sehr viel denkt und studirt, muskelschwach wird, wer nur mechanisch mit der Hand arbeitet, selten schwierige Probleme des Denkens löst, und dass die Blinden sehr gut tasten und hören, die Tauben oft sehr gut sehen. Fast alle Thiere liefern Beispiele für diese Folge der Concurrenz der Organe für ihre Functionen, welche die Präponderanz einzelner nur auf Kosten anderer zu Stande kommen lässt."

In diesen Gedanken ist wie in den früheren Ausführungen SPENCER's die Concurrenz ungleichartiger Theile unter einander vertreten, welche, wie wir sehen werden, zu einer gewissen Harmonie der Theile des ganzen Organismus führt.

Die den Hauptgegenstand unserer Erörterung darstellende Concurrenz unter den gleichartigen Theilen, welche, wie wir sehen werden, zur Auslese der die Dauerfähigkeit der Individuen erhöhenden Qualitäten und zu einer neuen und allein sufficienten Erklärung der functionellen Anpassung führt, ist hier nur im Allgemeinen angedeutet, und ihre speciellen Folgen sind nicht erörtert.

Ich erhielt von dieser Publication erst Kunde durch die citirte Separatausgabe derselben vom Jahre 1882.

Im Frühjahr desselben Jahres, in welchem der erste Abdruck dieses Vortrages W. PREYER's erschien, schloss ich die vorstehende Abhandlung Nr. 2 ab, in welcher ich bereits (s. S. 99) den Kampf der gleich fungirenden Theile des Organismus um Nahrung und Raum zur Ableitung zweckmässiger organischer Gestaltungen verwandte und

Digitized by Google

ausserdem schon das neue „Princip des Sieges des in der specifischen Weise stärker Fungirenden" einführte, auf welchem meine Erklärung der functionellen Anpassung beruht. Dieses Princip wird daselbst bereits bis auf den „Kampf der letzten Zelltheilchen" ausgedehnt, durch „welchen im Stoffwechsel blos die die specifische Function bildenden Processe, welche durch das fortwährende Fungiren immer neu erregt und also gekräftigt werden, sich dauernd mit Materie neu zu regeneriren vermochten auf Kosten der weniger angeregten, weniger specifischen Processe." Und es werden bereits die Consequenzen aus diesem Kampfe bis auf die Entstehung der functionellen Gestalt der Zellen gezogen; also fast alle Consequenzen, die danach in diesem Buche ausführlich dargelegt sind[1]).]

B. Arten und Leistungen des Kampfes der Theile.

Gehen wir nun nach dieser allgemeinen Begründung zur Untersuchung der Arten und der Leistungen des Kampfes der Theile im Speciellen über, so muss derselbe nothwendig in ebenso viele Unterinstanzen zerfallen, als selbstständig variirende Lebenseinheiten vorhanden sind, also in einen Kampf der lebensthätigen Zellentheilchen, der Zellen, der Gewebe und der Organe, jede Einheit nur mit ihresgleichen kämpfend. Denn ein Kampf zwischen Angehörigen verschiedener Einheiten, etwa eines Plasson-Molecüls mit einer Zelle, oder einer Zelle mit einem Organ wäre wie eine Summation von Differentialen verschiedener Ordnung. Erst wenn sich die Eigenschaft eines Theilchens niederer Ordnung durch Ausbreitung zu einer

[1]) Herrn W. Preyer kommt also keine im Druck niedergelegte Priorität in dieser Materie zu. Da ich aber, wie auf Seite 139 bereits erwähnt wurde, im Anfange der siebenziger Jahre das Glück hatte, die Vorlesungen beider Herren Proff. Haeckel und Preyer zu hören, so liegt es nahe, anzunehmen, dass von einem derselben oder von beiden Herren, sei es mittelbar oder unmittelbar, der Gedankenkeim zu dieser Arbeit in mich gelegt worden ist, der dann einige Jahre später aufging und sich zu dem vorliegenden Buche entwickelte. Auch verdanke ich diesen überaus anregenden Vorträgen überhaupt die Einführung in den Ideenkreis, in dem sich die ganze Schrift bewegt.]

Digitized by Google

Individualität höherer Ordnung vergrössert hat, also erst, wenn das Differential zweiter Ordnung zu einem Differential [73] erster Ordnung integrirt ist, kann der Kampf mit einem anderen Individuum dieser höheren Ordnung beginnen.

1. Der Kampf der lebensthätigen Molekel.

Diese Bezeichnung wollen wir der Kürze[1]) wegen wählen für den Kampf aller Arten letzter lebensthätiger Zelltheile, also der Plasson-Molecüle Haeckel's oder der Plastidule Elsberg's, der „physiologischen Einheiten" Spencer's oder der kleinsten organischen Processeinheiten[2]).

Wenn nach unserer Voraussetzung die lebensthätigen: mindestens assimilirenden, wachsenden und sich vermehrenden Theile der Zelle, abgesehen von der Scheidung in Zellleib und -Kern, nicht ganz gleich unter sich beschaffen sind, sondern bei Individuen ohne Varietät in dem Gewebe, welchem die Zelle angehört, vielleicht blos ein Minimum oder bei Individuen mit neuen Varietäten etwas mehr von einander verschieden sind, so werden diese verschieden qualificirten Substanzen derselben Zelle, [von denen jede der Assimilation fähig ist und daher ihre Eigenschaften auf ihre Nachkommen

[1]) Da manche Autoren diese Schrift blos so flüchtig gelesen haben, dass sie glauben und citiren, die hier folgenden Erörterungen bezögen sich auf die physikalischen Molekel, obschon mit Stoffwechsel, Wachsthum und anderen Functionen der Theile operirt wird, so habe ich jetzt allenthalben das Beiwort „lebensthätige" den „Molekeln" hinzugefügt. Unter „lebensthätigen Molekeln" sind mindestens die kleinsten, noch der Assimilation und des Wachsthums fähigen Theilchen also Isoplasson verstanden; meist aber wird auch die Eigenschaft der Vermehrung der Zahl der Theilchen, sowie besondere Function in unseren Erörterungen in Anspruch genommen; dann sind die gemeinten lebensthätigen Molekel natürlich die kleinsten Gebilde, welchen ausser den früher genannten auch noch diese Functionen zukommen.]

[2]) Dieselben sind neuerdings mehr berücksichtigt worden und werden von Wiesner Plasomen, von Weismann Biophoren, von de Vries Pangene genannt. Ich habe diese letzten Elementarorganismen resp. die blosen Elementarorgane nach den analytisch anzunehmenden functionellen Verschiedenheiten in: Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten und Idioplassonten eingetheilt (s. II. S. 83).]

Digitized by Google

überträgt], sich unter verschiedenen Umständen nothwendig verschieden verhalten müssen (s. Nr. 6, S. 807).

Nehmen wir an, es wären zwei verschiedene Qualitäten solcher lebensthätiger Substanzen ursprünglich in gleicher Menge in der Zelle vorhanden, und betrachten wir ihr Verhalten zunächst **im Stoffwechsel** während der Periode des Wachsthums. So wird zunächst bei dem Ersatze des im Stoffwechsel Verbrauchten die mit stärkeren Affinitäten versehene und stärker assimilirende Substanz sich rascher regeneriren und danach rascher wachsen, als die weniger mit diesen Eigenschaften ausgestattete Substanz. Erstere wird also ceteris paribus sich räumlich mehr entfalten in der gleichen Zeit, als die andere, und ihr damit den Platz wegnehmen. Bei der nächsten Wiederholung dieses Processes ist die schwächere Partie, welche jetzt schon einen geringeren Raum einnimmt, wiederum nicht im Stande, sich so rasch zu regeneriren und wird wiederum eine procentische Raumeinbusse erleiden; sie wird bei längerer Dauer immer mehr zurückgedrängt werden und schliesslich schwinden; und die Zeit dieser Dauer wird dabei blos von der [**74**] Grösse des Unterschiedes in der Affinität der beiden, im Uebrigen gleich lebensfähigen Substanzen abhängen.

Es wird also zunächst in jeder Zelle ceteris paribus die unter den durch die Blutbeschaffenheit, Diffusionsmöglichkeit etc. gegebenen Umständen am raschesten regenerirende und wachsende Substanz sich erhalten und die anderen Qualitäten unterdrücken.

In diesem Falle ist es ein Kampf um den Raum, der in Folge des ungleichen Wachsthums stattfindet; denn wenn der Raum nicht beschränkt wäre, würde die schwächere Substanz ihren Nachtheil mehr oder weniger durch längere Dauer der Regeneration wieder auszugleichen vermögen, sofern der Verbrauch kein continuirlicher, gleich starker ist, sondern sofern Pausen vorkommen, während deren die Regeneration stärker ist als der Verbrauch.

Sind die Unterschiede beider Substanzen derartig, dass sie ungleich rasch sich verbrauchen, so wird dieses bei grossem mittleren Verbrauch ceteris paribus einen nachtheiligen Einfluss für die rascher sich verzehrende Substanz bedingen, und die lang-

Digitized by Google

samer sich verzehrende wird die Herrschaft erlangen; denn da sie sich langsamer verzehrt, aber nach der Voraussetzung ebenso rasch regenerirt, als die schneller sich verzehrende, wird sie immer mehr räumlich überwiegen und so den Platz schliesslich allein einnehmen, während die andere durch Selbstelimination schwindet.

[In diesem Beispiele wird mit einer Verschiedenheit der Regeneration und zugleich mit einer enstprechenden Verschiedenheit des Wachsthums der beiden Substanzen gerechnet. Diese Verbindung ist sehr wahrscheinlich, da die physiologische Regeneration der Zelltheile und das Wachsthum wohl beide auf demselben Grundvorgange des Assimilation beruhen (s. II, S. 81). Es ist dies aber nicht der einfachste Fall.

Nehmen wir, um auch diesen besonders zu erörtern, an, die beiden ungleich rasch sich regenerirenden Substanzen hätten nicht die Fähigkeit des Wachsthums, so wird die langsamer sich regenerirende Substanz bei einer bestimmten andauernden mittleren Grösse des Verbrauches nicht mehr im Stande sein, das Verbrauchte ganz zu ersetzen, während die rascher regenerirende dies noch zu thun vermag. Die erstere ist also in Abnahme begriffen und wird, je länger diese Verbrauchsperiode anhält, um so mehr an Masse abnehmen, um schliesslich ganz zu schwinden, während die andere ihren urspünglichen Bestand erhalten hat. Die langsamer sich regenerirende Substanz ist also, ohne jede Benachtheiligung seitens der anderen, einfach durch eigene ungenügende Dauerfähigkeit auf dem Wege der Selbstausmerzung geschwunden und die andere ist allein übrig geblieben.

Nehmen wir an, die mittlere Verbrauchsgrösse sinke schon, ehe die ungünstigere Substanz ganz geschwunden ist, soweit, dass dieselbe sich vollkommen regeneriren kann, so werden beide Substanzen auf der in diesem Momente vorhandenen Menge verbleiben, da wir annahmen, dass sie blos regeneriren, also ihre jeweilig vorhandene organische Substanz wieder in intacten Zustand versetzen und Arbeitsmaterial aufzuspeichern vermöchten, nicht aber im Stande wären, ihre organische Masse zu vermehren, zu wachsen. Haben beide auch Wachsthumsfähigkeit, aber in specifisch gleichem Maasse, das heisst wachsen gleiche Massen von ihnen in gleichen Zeiten gleich

Digitized by Google

viel, so wird bei ihrer Vermehrung das ursprüngliche procentische Massenverhältniss beider ziemlich dasselbe bleiben, so lange der Verbrauch genügend gering ist; nur wird die ungünstigere Substanz etwas procentisch zurückbleiben, da sie in Folge ihrer langsameren Regeneration stets etwas später zum Wachsen kommt.]

Dass der erwähnte Kampf um den Raum stattfinden muss, werden wir bei Betrachtung der höheren Raumeinheit, innerhalb deren sich der hier besprochene Kampf vollzieht, beim Kampf der Zellen auf Grund für ihn vorliegender directer Beobachtungen ausführlich darthun. [Das Gesetz der Undurchdringlichkeit muss natürlich wie für anorganische auch für die lebenden Körper gelten.] Jedenfalls muss der Kampf um den Raum ein viel heftigerer „innerhalb" des Organismus sein, wo alles zu einer räumlichen Einheit verbunden an einander liegt und sich drängt, als bei den freien Individuen selber, als beim Kampf der Personen unter einander; [denn jeder stärker als seine Umgebung wachsende Theil muss die anliegenden Theile passiv dehnen oder durch Compression zu entsprechendem Schwunde bringen]. Dass Raumbeschränkung wirklich die Entwickelung der Zelle zu hemmen im Stande ist, ergiebt sich z. B. aus der Abplattung der Epithelzellen an einander und aus der Aenderung, welche deren Gestalt [**75**] sofort erfährt, wenn die Raumbeschränkung fortfällt. So wird nach Verlust von Epithelzellen das hohe und schmale cylindrische Epithel der Luftröhre niedrig und breit, plattenförmig und vermehrt sich.

Ausserdem aber ist auch die mögliche lebensfähige Grösse der Zelle, selbst bei Mangel äusserer Raumbeschränkung, für jede Zelle nach der Art ihrer Zusammensetzung und der Ernährungsverhältnisse und der Beweglichkeit ihres Protoplasma etc. eine beschränkte, wohl in Folge der beschränkten Wirkungsgrösse und -Geschwindigkeit der Diffusion, so dass auch bei Wachsthum über dieses Maass hinaus die Zelle im Innern wieder atrophiren müsste in Folge mangelhafter Gelegenheit zur Regeneration. [Diese Art der räumlichen Beschränkung kann bedingen, dass selbst bei freien Zellen, deren Raumausdehnung also nicht von aussen her eingeengt ist, eine einmal in ihrer Menge reducirte Substanz ceteris paribus ihre procentische Ein-

Digitized by Google

busse auch durch nachträglich länger fortgesetztes Wachsthum als das der anderen Substanz nicht oder nicht ganz wieder auszugleichen vermag.]

Wenn die Substanzen derartig verschieden sind, dass die eine mit der gebotenen Qualität des Nahrungsmaterials vollkommener sich regeneriren kann, als die andere, so wird schliesslich die so günstiger gestellte die stärkere werden, procentisch überwiegen und bei ihrem entsprechend stärkeren Wachsthum die andere verdrängen, wiederum im Kampfe um den Raum.

Tritt eine Aenderung der Nahrung der Zellen, der Blutzusammensetzung ein, so werden dieser entsprechend andere chemische Qualitäten die Herrschaft zu erlangen befähigt werden und die früheren verdrängen. [Das sind solche Qualitäten lebensthätiger Substanzen, welche mit den neuen Stoffen am besten sich regeneriren und vermehren können; während die anderen Qualitäten auf die eben erörterten Weisen sich selber eliminiren oder im Kampfe um den Raum vernichtet werden. So findet also durch innere Umzüchtung in den Zellen eine Anpassung derselben an neue Nahrungsweisen statt, sofern die Zelle diese Aenderung überhaupt übersteht[1]).]

[1]) Dasselbe wird natürlich auch geschehen (siehe Nr. 7 S. 136), wenn dem Blute besonders schädliche Substanzen, z. B. Arsen-, Bleiverbindungen, Ausscheidungsproducte von Bacterien etc. zugeführt werden. Ueberleben die Gewebs- und Blutzellen diese Aenderung der Nahrung in Folge des Vorhandenseins widerstandsfähiger Theilchen mit vererbbaren Qualitäten, so sind die Zellen danach an diese Schädlichkeit angepasst, somit immun, sofern diese Schädlichkeit nicht etwa später in erheblich stärkerer Concentration als früher auftritt. Es ist wohl zu empfehlen, dass die Pathologen die empirische Bedeutung dieser nothwendigen Consequenz meiner früheren Ausführungen eingehend prüfen, obschon bereits andere Erklärungen der Schutzimpfung durch gute Beweise gestützt sind. Die innere Umzüchtung stellt eine der möglichen Erklärungen für die Gewöhnung an Schädlichkeiten dar, neben verschiedenen anderen. Der thatsächliche Antheil jeder einzelnen Möglichkeit am wirklichen Geschehen kann, wie überall, auch hier nur durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen ermittelt werden; P. Grawitz, E. Metschnikoff und G. Wolff haben sich in demselben Sinne geäussert (siehe S. 147).

Man muss berücksichtigen, dass die Entstehung einer Immunität oder Gewöhnung an Schädlichkeiten durch innere Umzüchtung davon abhängt, dass die widerstandsfähigen Qualitäten beständige, d. h. von Zelltheil auf Zelltheil, resp. von Zelle auf Zelle vererbbare sind (s. Nr. 6, S 807).

Wenn dagegen die Erhaltung des Individuums nur dadurch bedingt war, dass die zerstörten niederen Bionten (deren Summe und functionelle Wichtigkeit nicht

Digitized by Google

Ist dauernder Nahrungsmangel vorhanden, so wird zwar kein Kampf um den Raum stattfinden können; aber es werden nur solche Verbindungen übrig bleiben, welche cet. par. am wenigsten Material zum Wiederersatz gebrauchen, während die anderen Processe einfach ausgehungert werden, also durch Selbstelimination verschwinden[1]). [Dabei werden die ungünstiger beschaffenen Substanzen durch die Existenz der günstigeren benachtheiligt, eventuell erst durch letztere bis zum Verhungern gebracht, indem diese von der ohnehin spärlichen Nahrung einen Theil wegnehmen. Dies wird in noch höherem Maasse der Fall sein, wenn eine Substanz stärkere Affinitäten zur Nahrung hat als die andere. Es findet also bei Hungerzuständen ein indirecter Kampf um die Nahrung statt, in welchem die Zelle (resp. der ganze Organismus) zu einer mit minimalem Verbrauch arbeitenden „Sparmaschine" und zu höchsten Affinitäten zur Nahrung umgezüchtet wird[2]) (s. Nr. 8, S. 423 und Jahresber. d. Anat. und Phys. 1887, S. 710.]

ausreichte, um das Leben des ganzen Individuums zu vernichten), blos solche waren, welche zufolge einer ungünstigen localen Disposition, z. B. Lagerung neben den Capillaren oder einer vorübergehenden ungünstigen qualitativen Disposition, wie hohes Alter, vorausgegangene Ueberanstrengung etc. vernichtet wurden, dann konnte durch das Ueberstehen dieser Schädlichkeit natürlich eine Immunisirung des Individuums nicht hervorgerufen werden, da die überlebenden Zellen oder Zelltheile auch altern oder überanstrengt werden können, oder da nach dem Ausfall der zunächst den Capillaren anliegenden Zellen andere an deren Stelle rücken. Bei chronischen Schädlichkeiten werden aber diese localen und vorübergehenden Momente mehr zurücktreten; es wird daher allmählich eine wirkliche qualitative Umzüchtung, also Anpassung stattfinden, sofern es eben nicht ganz an specifisch widerstandsfähigen Bionten mit vererbbaren Qualitäten fehlt. Die Gewöhnung an Arsen, Morphin etc. könnte man in dem Sinne deuten, dass wir solche Substanzqualitäten, die gegen diese Mittel widerstandsfähiger sind als die anderen Substanztheile, in den Organen des Angriffs dieser Mittel enthalten, und dass wir in Folge dessen grosse Mengen dieser Gifte ertragen lernen; doch könnten auch die Ausscheidungs- oder sonstigen Schutzmittel verstärkt werden.]

[1]) Siehe auch Nr. 5 S. 246.]

[2]) Diese Aenderung kann ein Grund für die bekannte Thatsache sein, dass Individuen nach längerem Fieber oder sonstiger Inanition eine grosse Neigung haben, Fett anzusetzen, wenn schon ein Theil dieser Erscheinung auch durch die gesunkene Zahl der rothen Blutkörperchen und die dadurch bedingte Herabsetzung der Oxydation im Organismus veranlasst sein kann.

Noch mehr für unsere Auffassung spricht die von v. Seeland gefundene grössere Gewichtszunahme an Albuminaten bei Thieren, welche von je 6—10 Tagen zwei Tage lang fasten mussten, als bei Controlthieren, obschon beiderlei Thiere gleich

Digitized by Google

Sind weiterhin die Verschiedenheiten zwischen lebensthätigen Substanzen einer Zelle derartig, dass bei der einen Substanz mit dem stärkeren Verbrauch auch das Vermögen, Regenerationsmaterial aus der nächsten Umgebung aufzunehmen und die Fähigkeit es zu assimiliren, wächst, dass also, um [**76**] in der Sprache der ganzen Individuen zu sprechen, der Appetit mit dem Nahrungsbedürfniss sich steigert und die Regenerationsgeschwindigkeit sich entsprechend vergrössert, während die andere Substanz diese Fähigkeit nicht hat, sondern immer, einer mittleren Verbrauchsstufe entsprechend, gleichmässig Nahrung anzieht und assimilirt, so würde bei längere Zeit anhaltendem gesteigertem Verbrauch erstere, der Selbstregulation im Ersatze des Verbrauchten fähige Substanz den Sieg über die andere davontragen, denn sie würde sich vollkommener regeneriren können.

Ist, um diesen vorstehend schon gelegentlich berührten wichtigen Fall noch genauer zu erörtern, die Zusammensetzung einer Varietät der lebensthätigen Substanz derartig, dass im Stoffwechsel die Assimilation die Zersetzung übersteigt, dass Uebercompensation des Verbrauchten, also Wachsthum eintritt, während den anderen Substanzen diese Eigenschaft abgeht, so muss diese wichtige Eigenschaft allmählich die Alleinherrschaft über alle anderen Qualitäten gewinnen, wie sie sie denn auch bekanntlich hat. Wir kennen keinen Organismus, keine Zelle, welchen nicht in einem Stadium ihres Lebens diese Eigenschaft der Uebercompensation des Verbrauchten, das Wachsthum, zukäme; und es erhellt, dass ohne diese Eigenschaft sich das Leben überhaupt nicht hätte ausbreiten können, dass die Lebensprocesse immer auf diejenige Ausdehnung hätten beschränkt bleiben müssen, in welchen sie ursprünglich entstanden waren. [In Folge dessen hätte im letzteren Falle eine zerstörende äussere Einwirkung leicht die Lebens-

alte Geschwister waren und Nahrung im Ueberschuss vorgesetzt erhielten („Ueber die Nachwirkung der Nahrungsentziehung auf die Ernährung", Biolog. Centralbl. 1887, Bd. VII, Nr. 5—9).

Es ergiebt sich zugleich, dass sogar durch gelegentliche und nicht zu weit gehende schlechte Lebensverhältnisse auf Grund der dadurch bedingten inneren Umzüchtung die Widerstandsfähigkeit des Individuums eventuell erhöht werden kann; eine Möglichkeit, welche gleichfalls der Beachtung und dem Studium der Pathologen zu empfehlen ist.]

Digitized by Google

substanz gleich in toto vernichten können, was nach grösserer Ausbreitung derselben viel weniger leicht geschehen konnte. Die grössere Masse einer thätigen Substanz stellt aber auch an sich schon eine Ueberlegenheit über die nur geringerer Verbreitung fähige dar.

Eine blos rascher als eine andere wachsende Masse wird diese Vortheile gleichfalls, wenn auch in geringerem Grade gewinnen; denn wenn zwei Substanzen in gleicher Menge, aber von verschiedener Wachsthumsgrösse vorhanden sind, so wird bald in Folge der geometrischen Progression der Wachsthumsvermehrung die rascher wachsende an Menge stark überwiegen; und dies wird in um so höheren procentischen Verhältnissen der Fall sein, je länger dieses ungleiche Wachsthum dauert. Verhalten sich z. B. die Wachsthumsgrössen der anfangs in gleicher Menge vorhandenen Substanzen a und b wie 3:4, so wird in der Zeit, in welcher a sich an Menge verdreifacht, b sich vervierfacht haben; in nochmals der gleichen Zeit wird 3.3a und 4.4b, weiterhin in gleicher Zeit 3.3.3a und 4.4.4b; nochmals 3.3.3.3a = 81a und 4.4.4.4b = 256b und sofort in geometrischer Progression. Ist aber der Raum zugleich beengt, innerhalb dessen diese wachsenden Gebilde sich ausdehnen können, so wird, wie wir sahen, bald ein directer Kampf unter ihnen um den Raum stattfinden, in welchem die druckfestere Lebenssubstanz siegt; es werden also Substanzen von hohem Tonus gezüchtet.]

Dies sind also alles Eigenschaften, welche in Folge des Stoffwechsels und des Wachsthums die Herrschaft innerhalb der Zelle auf dem Wege des Kampfes der Theile um Nahrung und Raum [und zum Theil unter Selbstelimination des weniger Dauerfähigen] erlangen mussten, sobald nur einmal Spuren dieser Qualitäten als „erbliche" Variation in den Zellen aufgetreten waren; sofern also als erste Vorbedingung die Zusammensetzung der Zelle nicht vollkommen homogen ist, sondern wenn auch für die Theile der Zelle dieselbe Variabilität gilt, wie für die ganzen Individuen.

Wer aber möchte wohl diese Wahrscheinlichkeit bestreiten, [77] wer möchte annehmen, dass bei Entstehung des Organi-

Digitized by Google

schen die Substanzen durchaus gleichartig nach den erwähnten Richtungen hin gewesen seien, und dass bei Entstehung der unendlich vielen entsprechenden dauerfähigen Qualitäten des Organischen, die wir in den verschiedenen Organen der verschiedenen Klassen, Gattungen und Species des Thierreiches erkennen, diese Qualitäten immer gleich von selber in vollkommen homogener Weise aufgetreten wären, so dass ein Kampf innerhalb ihrer Theile nicht hätte stattfinden können?

Die vorstehend characterisirten Qualitäten brauchen sich natürlich nicht überall alle und nicht alle gleichzeitig auszubilden; und es kann wohl vorkommen, dass eine lebensthätige Substanz durch einen hervorragenden Grad in einer dieser Eigenschaften trotz eines Fehlers nach einer der anderen Richtungen hin, die Herrschaft in der Zelle behält, so lange die Umstände nicht wechseln und den Fehler gegenüber anderen, vielseitiger günstig beschaffenen Qualitäten nicht zu grösserer Bedeutung gelangen lassen.

Dass aber die Ableitung dieser höchst zweckmässigen, [das heisst höchst dauerfähigen] Eigenschaften: des geringsten Verbrauches und raschester und vollkommenster Regeneration mit der geringsten Materialmenge und der Ausbildung der bei der vorhandenen Nahrung dauerfähigsten Qualitäten und der Selbstregulation durch Steigerung des Hungers und der Assimilation mit der Zunahme des Nahrungsbedürfnisses keine willkürliche, an Eventualitäten anknüpfende gewesen ist, welche in den Organismen nicht vorgekommen sind, wird wohl jeder, der die Exactheit der bezüglichen Processe kennt, soweit sie uns die Physiologie bis jetzt erkennen gelehrt hat, als höchst wahrscheinlich bezeichnen. [Dafür spricht insbesondere, dass nach Katzenstein[1]) die Ausnutzung des Nahrungsmateriales bei der Leistung des Gehens bis 35% beträgt, während bei den besten künstlichen Maschinen der Nutzeffect nicht über 25% gesteigert werden kann.] Wenn aber die Organismen diese günstigen Eigenschaften wirklich haben, wenn also derartige stoffliche Variationen überhaupt möglich waren und vorgekommen sind, so müssen sie sich auf dem geschil-

[1]) Pflügers Archiv Bd. 49.]

Digitized by Google

derten Wege durch den Kampf der Theile von selber ausgebreitet haben ohne die Nothwendigkeit der Mitwirkung des Kampfes der Individuen um das Dasein.

[78] Aber die Theile der Zelle leben nicht blos ruhig für sich im Stoffwechsel, sondern sie werden bekanntlich häufig durch äussere Einwirkungen, **durch Reize**[1]) getroffen und dadurch in ihren Vorgängen **beeinflusst**, eventuell beschleunigt. Wenn die Zelle aus verschiedenen Stoffen zusammengesetzt ist, so wird jede solche Einwirkung für die verschiedenen Substanzen verschiedenen Erfolg haben müssen. Für unsere Zwecke kommt aber ihr Verhalten nur zu Reizen in Betracht, welche „häufig" einwirken, sich während des Lebens oft wiederholen, weil sie allein im Stande sein werden, „dauernde" Veränderungen hervorzubringen, allmählich bestimmte Qualitäten in den Zellen zu züchten. Die Wirkungsweise des Eingriffes dieser Agentien, dieser lebendigen Kräfte, kann eine sehr verschiedene sein.

Ist zunächst durch zufällige Variation eine der verschiedenen Zellsubstanzen derartig beschaffen, dass sie ceteris paribus bei der durch die Einwirkung des Reizes veranlassten Umsetzung weniger rasch sich verbraucht als die anderen bei derselben Einwirkung, so wird das Gleiche eintreten, wie es oben für die weniger rasch im Stoffwechsel sich verzehrenden Substanzen dargestellt ist. Sie wird leicht die Alleinherrschaft in der Zelle bekommen.

Ebenso wird fernerhin eventuell diejenige Substanz siegen und schliesslich allein übrig bleiben, welche durch den Reiz in ihrer Affinität zur Nahrung und in der Fähigkeit, sie zu assimi-

[1]) Manche Autoren betrachten den „Reiz" als etwas Geheimnissvolles, Mystisches und suchen deshalb seinen Antheil am organischen Geschehen möglichst zu beschränken, ja ihn ganz zu eliminiren (so C. Weigert, s. S. 221 u. L Edinger, s. S. 250). Wenn auch der specielle Reiz uns in manchen Fällen unbekannt ist, so liegt doch im Principe des Reizes an sich nichts Geheimnissvolles. Die hier gegebene einfachste Definition als eine „äussere Einwirkung", also als eine Zufuhr oder Entziehung lebendiger Kraft (s. kinetischer Energie) enthält durchaus nichts Geheimnissvolles. Letzteres liegt dagegen meist in der Art der Reaction des Organischen auf den Reiz, insofern durch diesen eine Auslösung complicirter Mechanismen, z. B. des Wachsthums oder grösserer Spannkraftmengen erfolgt. Doch ist letzteres beides im vorliegenden Fall, wie man sieht, nicht unbedingt eingeschlossen und kommt nicht auf Rechnung des Reizes, sondern des Reizbaren (s. II. S. 45)].

Digitized by Google

liren, erhöht wird, denn sie hat einen wesentlichen Vorzug in ihrer Vermehrung vor anderen, durch den Reiz nicht oder weniger in günstiger Weise beeinflussten.

Wenn es nun auch noch organische Processe[1]) gäbe, die durch den Reiz nicht blos in ihrer Regeneration einfach gekräftigt, sondern bis zur Uebercompensation des Verbrauchten gestärkt würden, welche also bei der Anpassung [**79**] an einen Reiz die Eigenschaft des Wachsthums, die nach Obigem alle anderen Zellen von selber haben, sich bewahrt, aber in Abhängigkeit von der Reizeinwirkung gebracht hätten, so müsste diese im Kampfe der Theile, bei genügenden Ruhepausen, noch eher den Sieg und die Alleinherrschaft erlangen; denn sie wird cet. par. noch mehr sich vermehren als die anderen Substanzen und dieselben daher zunächst mehr und mehr procentisch und schliesslich bis auf Nichts zurückdrängen bei der Beschränktheit des Raumes oder der durch die Diffusionsverhältnisse gestatteten Ausdehnung (siehe S. 234).

Die hier gemachte Annahme, dass vielleicht auch lebensthätige Substanzen aufgetreten und daher zur Herrschaft gelangt seien, welche durch die Zufuhr von Reizen in ihrer Lebensfähigkeit, besonders in der Assimilation erhöht werden, für welche also der Reiz eine trophische, die Ernährung hebende Wirkung habe, erscheint vielleicht Manchem auf den ersten Blick vollkommen willkürlich, wenigstens für thierische Processe, während das entsprechende Verhalten für die Pflanzen bekanntlich die Grundbedingung ihrer Existenz ist, indem diese in ihrer Assimilation ganz von Sonnenlicht und Wärme abhängen. Und neuerdings ist von C. W. Siemens ein gleicher Einfluss des electrischen Lichtes durch ungewöhnlich

[1]) Es ist hier und im Folgenden wiederholt das Wort „Process" statt der ihn vollziehenden Substanz gebraucht. Diese Anwendung beruht darauf, dass der betreffende eigenartige Process (Assimilationsprocess etc.) für uns das Wesentliche ist, und dass er zugleich das Beständigere ist als die Substanz, welche ihn jeweilig vollzieht, da diese eben wechselt. Das wirklich Beständige des Organischen ist die typische moleculare Structur, welche das Vermögen hat, sich durch Assimilation immer neu zu erzeugen und welche den in ihr stattfindenden Process und seine Leistung bedingt, wie die Structur einer Maschine die Art ihrer Leistung bedingt.]

Digitized by Google

rasche Entfaltung und Fructification der Pflanzen in solcher Beleuchtung nachgewiesen worden [1]), [während andererseits auch Hemmung des Längenwachsthums von Pflanzen durch Licht beobachtet ist].

Aber auch für thierische Organismen sind derartige Reizwirkungen und gerade auch vom Lichte bekannt. Beclard [2]) sah die Eier von Musca carnaria am schnellsten sich entwickeln im violetten Licht und dann successive im blauen, rothen, weissen und grünen Lichte immer langsamer. Young [3]) fand als das günstigste ebenfalls violett, dann blau, gelb und weiss, [80] während roth und grün nach ihm direct schädlich auf die Entwickelung von Rana esculenta und temporaria wirkten; und Dunkelheit verlangsamte die Entwickelung dieser Thiere. (Einwirkung des Lichtes in anderer Weise auf die Entwickelung der Thiere war bereits im Jahre 1870 von L. Auerbach [4]) durch Beleuchtung von Froscheiern von unten als eine Art Heliotropismus nachgewiesen worden, indem die Pigmentansammlung oder Ausbildung immer auf der Lichtseite constatirt wurde. S. L. Schenk [5]) beobachtete neuerdings dasselbe und zwar besonders stark im blauen Licht, weniger im gelben.)

[Es sei ferner an den von J. Moleschott [6]), Voit und Pettenkofer [7]), Speck [8]) u. A. nachgewiesenen, stark anregenden Einfluss des Lichtes auf den Stoffwechsel der Thiere und Menschen hingewiesen.

Die Zufuhr von Wärme ist bekanntlich eine der wichtigsten Bedingungen der thierischen und pflanzlichen Entwickelung; nach ihr richten sich die Keimungs- und Laichperioden dieser Lebewesen; und wir vermögen nach Belieben durch Fernhaltung oder Entziehung dieses Agens die Entwickelung zu verlangsamen oder zu beschleunigen.

[1]) Siehe auch: Vogel, Ueber die chemische Wirkung des Lichtes. Westermann's Monatshefte 1880, Märzheft.]

2) Note rélative à l'influence de la lumière violette. Compt. rend. T. 46. 1858.

3) Compt. rend. 1878. 1. Sémest. p. 998.

4) Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870.

5) Mittheilungen aus d. embryolog. Inst. in Wien. Bd. I. Heft IV. 1880. S. 268.

[6]) Wiener medic. Wochenschrift, 1855 Nr. 43.]

[7]) Pettenkofers Vorträge in der bayer. Ac. d. Wiss. vom 10. Nov. 1866 und 9. Februar 1867.]

[8]) Archiv f. exper. Pharmakol. und Pathol. 1880 Bd. 12.]

Digitized by Google

Auf entsprechende Beobachtungen gründet Pflüger sein Gesetz von der Proportionalität der Lebensvorgänge mit der Temperatur[1]).

Weiterhin ist auch mechanische Erschütterung von Bedeutung. Fritz Müller berichtet von den Larven von Paltostoma torrentium[2]): „Wie manche andere in stark bewegtem Wasser (in des Meeres Brandung, in Wasserfällen und Stromschnellen) lebenden Thiere, so sterben auch diese Larven und Puppen bald, wenn man sie in ruhiges Wasser bringt." Da diese Larven sich vermittelst ihrer Saugnäpfe an festen Gegenständen festsaugen, so finden sie sich also nicht in dem Wasserschaum; und ich schliesse daraus, dass nicht die daselbst sich findende reiche Luftmenge ihr Lebensbedürfniss ist, sondern die Erschütterung als solche, die Zufuhr dieser Form von lebendiger Kraft.

Bei Organismen, welche sich in Ruhe zu entwickeln gewohnt sind, wirkt dagegen die Erschütterung störend, ja zerstörend auf die Entwickelungsfähigkeit, wie C. Dareste[3]) an weither im Wagen transportirten Hühnereiern beobachtet hat; und E. Pflüger[4]) und D. Barfurth[5]) fanden, dass die Metamorphose der Amphibien durch mechanische Erschütterungen verzögert wurde.]

Für andere thierische Theile hat trophische Wirkungen von Reizen auch Hering in seiner Theorie der Sinnesnervenfunction[6]) behauptet, indem er annimmt, dass bei den Sinnesorganen gewisse Reize ebenso die Assimilation wie die anderen die Dissimilation, die Zersetzung erhöhen. Ausserdem aber nimmt ja die heutige Physiologie diese Wirkung auch principiell an in ihrer Lehre von den trophischen Nerven. Nur knüpft sie die Zufuhr solcher Reize an besondere Nervenbahnen. Wenn wir nun auch, wie unten dargelegt wird, dieses Letztere im Allgemeinen nicht billigen, so ist doch das Princip der

[1]) Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. Bd. 10 S. 251.]

[2]) Kosmos, Zeitschrift Bd. 8, 1880, S. 33.]

[3]) Production artificielle des monstruosités. Paris 1877.]

[4]) Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchskröte. Pflüger's Arch. Bd. 31.]

[5]) Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Arch. f. mikros. Anat. Bd. 29, 1887.]

[6]) Hering, Sitzungsber. der Wiener Acad. d. Wiss. Bd. 69. Abth. III; Bd. 75. Abth. III.

Digitized by Google

Erhöhung der Assimilation durch Reize damit schon anerkannt; und die electrotherapeutischen Erfahrungen von Reid, Rob. Froriep, Duchenne, Beard und Rockwell u. A. bei Muskel- und Nervenkrankheiten beruhen namentlich auf diesem Princip[1]).

Sind aber einmal derartige Variationen der Zellsubstanz aufgetreten, deren Lebenskraft durch die Zufuhr von verschiedenen oder blos einem besonderen Reiz erhöht wurde, so musste cet. par. immer diejenige Variation in den Zellen den Sieg und allmählich die Alleinexistenz erlangen, welche den Reiz leichter aufnahm, denn sie wurde zufolge dieser Eigen- [**81**] schaft in ihrer Vitalität mehr gekräftigt und musste sich also mehr vermehren. Bei beschränkter Reizgrösse musste, indem die leichter erregbare Substanz relativ mehr Reiz aufnahm und dadurch zu grösserer Entfaltung befähigt wurde, eine Art indirecten Kampfes um den Reiz und Sieg durch Reizentziehung und nachfolgende grössere räumliche Verbreitung entstehen wie oben bei der Concurrenz um die Nahrung.

Wenn nun diese Reize dauernd einwirkten, so war bei weiteren Variationen mit der sich steigernden Vollkommenheit der Anpassung der Stoffe an die Reize durch immer neue Kampfauslese in den Zellen der Weg zu einem schliesslichen Endstadium eingeschlagen, in welchem Processe übrig bleiben mussten, welche im höchsten Maasse zur Aufnahme des Reizes befähigt und durch ihn gekräftigt wurden, aber ohne den Reiz nun auch überhaupt nicht mehr sich am Leben zu erhalten vermochten, welche also beim Ausbleiben der Reize ohne Regeneration sich verzehren, schwinden mussten, da ihnen diese Reize zu unentbehrlichen Lebensreizen geworden waren[2]).

Wir werden später sehen, wie wichtig eine so hochgradige Anpassung für die Vervollkommnung und die Gestaltung der Organismen werden musste, und dass wir die Berechtigung haben, manchen unserer Zellen derartige Eigenschaften zuzuschreiben.

[1]) G. M. Beard und A. Rockwell, Lehrb. d. Electrotherapie, deutsch von R. Väter, 1874.]

[2]) Die erste Ausführung über diese Verhältnisse findet sich oben S. 100.]

Digitized by Google

Wenn fernerhin einmal Reize kräftigend auf vitale Processe wirkten, so mussten verschiedene Reize auch verschiedene lebensthätige Qualitäten kräftigen. Es musste also Anpassung an die verschiedene Natur der Reize eintreten und durch den Kampf der Theile bei neuen Variationen sich steigern, wenn immer derselbe Reiz auf eine Zelle wirkte.

Wirken dagegen abwechselnd, doch oft wieder- [82] kehrend, verschiedene Reize auf dieselbe Zelle, und enthält diese eine Substanz, welche durch beide oder mehrere Reize gekräftigt wird, so wird eventuell diese Substanz die Herrschaft erlangen können, je nach der Art der Pausen und dem Verhältniss der Natur der Reize zu einander. Diese Vielseitigkeit einer einzigen Substanz wird sich aber nur selten zu erhalten im Stande sein; denn sie schliesst ein, dass die Substanz doch nicht in dem Maasse jedem einzelnen Reize entsprechen, ihn nicht so leicht aufnehmen und nicht so vollkommen umsetzen kann, als dies eine besonders für Einen Reiz angepasste Substanz vermag. Das ist einmal dadurch bedingt, dass jede Aenderung der Beschaffenheit, wie sie für die Substanz durch Einwirkung bald des einen, bald des anderen Reizes entsteht, nothwendig immer mit einem Kraftverlust verbunden sein muss, denn es muss eine neue Umordnung der Molekel eintreten. Und zweitens kann eine Substanz überhaupt nie so vollkommen an zwei verschiedene Reize angepasst sein, also auch nicht so stark durch sie gekräftigt werden, als für jeden Reiz je eine besondere Substanz.

Wenn aber einmal zwei oder mehrere verschiedene Qualitäten lebensthätiger Substanz, welche durch je einen anderen Reiz besonders gekräftigt werden, in derselben Zelle aufgetreten sind, so wird jede bei dem Wechsel dieser Reize je nach dem Maasse der betreffenden Reizgrösse im Verhältniss zu der Grösse und Stärkungsfähigkeit der anderen Reize für die anderen Substanzen ein gewisses Volumen in der Zelle dauernd einzunehmen im Stande sein. Die Zelle wird dauernd aus sehr verschiedenen Stoffen, welche der verschiedenen Natur und Grösse, sowie der Intensität und Häufigkeit der betreffenden Reize entsprechen, zusammengesetzt bleiben können, wie wir das bei den Protozoën so ausgebildet sehen.

Digitized by Google

Der Kampf der Theile und die Selbstelimination werden also zugleich zwingende Principien für immer weiter gehende Differenzirung, immer vollkommenere Specialanpassung an die Reize sein, sofern Reize die Lebensprocesse zu kräftigen vermögen; dass sie dieses [**83**] thun, darüber werden wir im nächsten Capitel ausführliche Darlegungen machen.

Aendert sich mit den äusseren Umständen eines Organes auch der Reiz, an welchen dasselbe angepasst war, so werden die alten Qualitäten nicht blos der Atrophie unterliegen, dem Schwunde in Folge Mangels des Lebensreizes verfallen, sondern die durch den neuen Reiz gekräftigten Substanzen werden [sobald solche, wenn auch nur in geringer Menge aber in vererbbarer Qualität aufgetreten sind], den Sieg erringend, die anderen direct in der geschilderten Weise beeinträchtigen und die Rück- und Umbildung beschleunigen.

Ebenso wie die neue Zelle fähig ist, sich [bei genügender Variation ihrer vererbbaren Quantitäten] durch procentische Steigerung verschiedener Bestandtheile an verschiedene Reize anzupassen, so können auch verschieden beschaffene Zellen sich an denselben Reiz in verschiedener Weise anpassen; denn je nach der besonderen Natur der Zellen kann durch denselben Reiz in jeder derselben eine andere Substanz am meisten in ihrer Assimilation etc. gekräftigt werden.

Alle diese für die Erhaltung auch der ganzen Individuen höchst nützlichen und zweckmässigen Eigenschaften werden also, sobald sie einmal in Spuren aufgetaucht sind, sich erhalten und unter Unterdrückung der weniger „dauerfähigen" sich in der Zelle ausbreiten; und sobald ein Mal durch neue Variationen Substanzen auftreten, welche diese Eigenschaften in noch höherem Maasse haben, so werden diese die früheren besiegen; und es wird so fort und fort eine den Grad der Qualität steigernde Auslese aus den Variationen stattfinden.

Alles dieses geschieht ohne den Kampf der Individuen, ja eventuell wohl gegen denselben; denn es muss fraglich erscheinen, ob die Auslese durch den „Kampf der Individuen", auch wenn es sehr Nützliches beträfe, etwas züchten könnte,

Digitized by Google

was im Kampf der lebensthätigen Molekel nicht siegreich bestehen kann.

Die Geschwindigkeit, mit der diese Art der Ausbreitung einer neuen Variation in der Zelle erfolgt, lässt sich natürlich nicht sicher [**84**] beurtheilen. Aber es ist wohl anzunehmen, dass bei der stetigen Dauer des Stoffwechsels, also auch des Kampfes derselbe schon im Leben Einer Zelle oder noch rascher zur Alleinexistenz der jeweilig vorhandenen günstigeren Eigenschaft führen kann, falls nicht inzwischen neue, noch dauerfähigere Variationen auftreten, [die nun die andere Substanz zurückdrängen]. Eventuell könnte die vollkommene Ausgleichung auch erst in den Nachkommen der Zelle stattfinden.

Aus den so allein erhaltenen und verbreiteten Eigenschaften, welche sich, als in ihrer Art stärkste, **dauerfähig** erwiesen haben, und nur aus diesen wird dann die Auslese im „Kampf der Individuen" diejenigen zur wirklichen dauernden Erhaltung auswählen, welche sich auch „für das ganze Individuum" nützlich erweisen. Also z. B. von allen den lebensthätigen Stoffen, welche durch einen Reiz in ihrer Ernährungsfähigkeit erhöht werden und bei der veranlassten Umsetzung am wenigsten verbrauchen etc., wird an der einen Stelle des Organismus diejenige ausgelesen, welche sich dabei am kräftigsten und raschesten zusammenzieht, an der anderen diejenige, welche einen Reiz am besten zur Attraction und Umwandlung von abzuscheidenden Stoffen verwendet, an dritten Stellen endlich diejenige, welche den Reiz am wenigsten selber verbraucht, sondern am besten weiter gehen lässt, ihn leitet. So wird der Kampf der Individuen aus den durch den Kampf der Theile gezüchteten im Allgemeinen leistungsfähigsten Substanzen besonders qualificirte Bildungen wie Muskel-, Drüsen-, Nerven-Substanz durch Sonderauslese hervorbilden.

Ist der Reiz sehr specifischer Natur, so wird der Wahlkreis ein etwas engerer sein, z. B. für die Einwirkung des Lichts; aber immerhin war die Wahl auch hier noch unter sehr verschiedenen Arten der Reaction zu treffen, wie wir daraus ersehen, dass gleichzeitig Qualitäten in demselben Organismus erhalten worden sind, welche auf Licht mit Farbstoffbildung reagiren, und andere, welche durch

Digitized by Google

Lichtbewegung möglichst stark erregt werden, ohne sie zu verzehren, sondern möglichst stark [85] weiter leiten, wie die Sehzellen. Und es besteht dabei, wie wir oben zeigten, die Nothwendigkeit, dass, wenn geeignete, auf den Reiz reagirende Variationen auftauchen, diese specifisch gerichteten Reactionen durch den Kampf der Theile zu immer höherer Stufe der Vollkommenheit gezüchtet werden.

Die Grenze dieser sich steigernden Dauerfähigkeit und Anpassung auf dem Wege innerer Umzüchtung ist nur durch die Leistungsfähigkeit der chemischen Elemente unseres Planeten gesetzt, welche vielleicht die höchsten Grade der Vollkommenheit mancher Qualität nicht hervorzubringen vermag. Indessen sind doch die Reactionssubstanzen unseres Organismus zum Theil schon sehr feine; wir erinnern nur an die Feinheit des Geruchssinnes, mit welchem wir Quantitäten Moschus bestimmt wahrnehmen können, welche nicht das Millionstel eines Milligrammes betragen. Wir erinnern auch an die Feinheit des Geschmackes, des Gesichts, des Gehörs und des Tastsinnes, welch' letzterer uns die feinste Berührung einer Flaumfeder von dem Fusse ins Gehirn signalisirt. Dazu gehört eine Vollkommenheit der Aufnahme des Reizes durch die Endorgane und eine ungehemmte Fortleitung, welche schon als ziemlich vollkommen bezeichnet werden können.

Mit den vorstehenden Ausführungen ist die Zahl der durch den Kampf der Molekel ohne Mitwirkung des Kampfes der Individuen eventuell sich züchtenden Eigenschaften noch nicht erschöpft; und wir streben auch nicht danach, dies zu thun und damit dem Physiologen vorzugreifen. Uns kam es hier lediglich darauf an, zu zeigen, in welcher Weise überhaupt der Kampf der Molekel wirkt, und die „Nothwendigkeit" der Züchtung gewisser Eigenschaften nachzuweisen, deren Vorhandensein wir zur Erklärung gewisser morphologischer Leistungen der Organismen für nöthig erachten und in den folgenden Kapiteln verwenden werden.

Wir haben also gesehen, dass der Kampf der kleinsten lebensthätigen Theile, so weit er an den Stoffwechsel anknüpft, immer die unter den [86] gegebenen Verhältnissen kräftigsten Processe züchtet, und dass er bei Reizeinwirkung wiederum in

Digitized by Google

irgend einer Weise durch dieselbe Gekräftigtes auslesen wird, aber ohne jede Rücksicht auf Specialzweckmässigkeit für den ganzen Organismus.

[Der Kampf und die Selbstelimination der Theile züchten also die an sich und unter den bestehenden Verhältnissen selbsterhaltungsfähigsten Qualitäten. Die Selbsterhaltung der Organismen vollzieht sich aber wesentlich durch Assimilation; also werden alle Eigenschaften, die dieser organischen Grundfunction förderlich sind, gezüchtet.]

Es ergiebt sich ferner, dass der Kampf der Theile dabei zugleich für Homogeneität der Zellzusammensetzung sorgt, indem oft blos Eine Qualität die Herrschaft in jeder Zelle gewinnt, falls nicht geradezu einmal zwei durch verschiedene Eigenschaften ausgezeichnete, aber sich das Gleichgewicht haltende Verbindungen auftreten. Da aber absolutes Gleichgewicht fast nie vorkommen wird und, wenn es da ist, beim Wechsel der Umstände nicht bestehen kann, so wird durch den Kampf der Theile möglichste Homogeneität der Zellzusammensetzung bewirkt werden; natürlich nach dem oben Gesagten blos, sofern nicht die Zelle abwechselnd unter verschiedene Bedingungen kommt.

Dieser Sieg Einer Eigenschaft, welcher zur Homogeneität innerhalb jeder solchen Zelle führt, hat noch eine wesentliche, hervorzuhebende Folge für die Auslese durch den Kampf der Individuen. Indem nämlich durch den Kampf der Theile jede neue kräftigere, in Spuren aufgetretene Qualität sich innerhalb eines gewissen Gebietes ausbreitet, nämlich in allen Zellen, in denen sie gleichzeitig als Spur entstanden ist, und dann, wie wir weiterhin sehen werden, auch noch in weiteren Gebieten durch den Kampf der Zellen Herrschaft gewinnt, so erlangt sie damit auch gleich grössere Bedeutung und wird, im Falle sie für die Erhaltung des Individuums günstig ist, gleich mehr nützen oder, im Falle sie nachtheilig ist, mehr schaden, und also entweder energischer erhalten oder rascher durch Selbstauslese eliminirt werden.

Es ist selbstverständlich, dass nicht überall eine Zellsubstanz mit allen den Sieg verleihenden Eigenschaften entstanden sein wird;

Digitized by Google

und es wird dann von den speciellen Verhältnissen [87] abhängen, welche Combination von günstigen Eigenschaften die Herrschaft gewinnen wird. Es werden die mannigfachsten Combinationen zum Siege führen können, welche thatsächlich festzustellen vielleicht eine dereinstige Aufgabe der Physiologie sein wird.

Hier will ich nur noch andeuten, in welcher Weise noch andere Eigenschaften durch dieses Princip des Kampfes der lebensthätigen Molekel oder der kleinsten Insubstantiationen der Lebens-Processe sich Ausbreitung bis zur Alleinanwesenheit verschaffen können.

Ausser den im Kampf der Theile beim Stoffwechsel und beim Wachsthum oder bei Mangel der Nahrung siegenden, nützlichen Eigenschaften können auch andere neu auftretende Eigenschaften sogar auf directem Wege, nämlich im directen Kampfe mit den alten siegen und sich ausbreiten, indem letztere entweder [wie die Umgebung eines Carcinoms] direct zerstört oder von den neuen verbraucht, assimilirt werden, vielleicht unter fermentativer Wirkungsweise, oder ähnlich wie der Erregungszustand in Nerven und Muskeln sich ausbreitet, oder auf sonst eine noch unbekannte Weise [wie z. B. bei der von mir nachgewiesenen directen Umdifferenzirung von indifferenten oder schon differenzirten Zellen durch anliegende differenzirte Zellen bei der Postgeneration und Regeneration[1])]. Es können ähnliche Arten der Ausbreitung, wie wir sie „pathologisch" sich vollziehen sehen, früher normal vorgekommen sein, oder gegenwärtig noch in fördersamer Weise vorkommen, so wie die Ausbreitung [der amyloiden Degeneration, z. B. in den Herzmuskelfasern vom Rande her,] der progressiven Krankheiten des Nerven-, Muskelsystems, z. B. der progressiven Atrophie des Rückenmarks, der progressiven Bulbärparalyse[2]), der Paralysis acuta ascendens, der pro-

[1]) Siehe Nr. 22 S. 275 und Nr. 28 S. 657 u. f.]

[2]) Die strangförmige Beschränkung und Ausbreitung dieser Affectionen ist neuerdings von L. Edinger in sorgfältiger Begründung von relativer Ueberanstrengung der ganzen functionell einheitlichen Bahn und ungenügendem Ersatz des Verbrauchten in Folge von Nahrungsmangel abgeleitet worden; auch Marie und Strümpell haben sich in ähnlichem Sinne ausgesprochen. Diese Beispiele sind also hier nicht mehr passend. (L. Edinger, Eine neue Theorie über die Ursachen einiger Nervenkrankheiten, insbesondere der Neuritis und Tabes. Volkmann's Sammlung Klinische Vorträge N. F 106, 1894.) Siehe auch S. 265].

Digitized by Google

gressiven Muskelatrophie (nach FRIEDREICH und LICHTHEIM), welche alle sich continuirlich innerhalb der zusammenhängenden Gebilde, blos ihnen folgend, weiter ausbreiten; oder auch in der Art, wie man sich früher die Ausbreitung der Entzündungen durch phlogogene (entzündungserregende) Wirkung der Entzündungsproducte dachte, und wie [88] neuerdings VIRCHOW[1]) sie für diejenigen Infectionskrankheiten als möglich erachtet hat, für welche kein lebendes Contagium nachgewiesen werden kann.

Es muss überflüssig erscheinen, bei dem gegenwärtigen geringen Stand unserer Kenntnisse weitere Vermuthungen über den Umfang solcher Vorgänge innerhalb des physiologischen Geschehens aufstellen zu wollen.

Aehnliche Vorgänge der Ausbreitung bestimmter Eigenschaften durch den Kampf der Theile müssen natürlich ebenso, wie die hier für den Zellleib geschilderten, auch in dem „Zellkern" vorkommen, nur dass sie vielleicht weniger oder gar nicht unter der Einwirkung von Reizen stehen.

2. Der Kampf der Zellen.

Da wie wir gesehen haben, das Einzelgeschehen als solches nicht fest normirt ist, und da von vorn herein nicht alle Zellen desselben Gewebes von vollkommen gleicher Lebenskraft sein werden, so muss in der Zeit, in welcher die Zellen eines Gewebes sich noch vermehren, ein sog. Kampf der Zellen stattfinden; denn diejenigen Zellen, welche unter den vorhandenen Verhältnissen am günstigsten zur Vermehrung disponirt sind, werden sich rascher vermehren, als die anderen, und damit bei der Beschränktheit des Raumes den Nachkommen der anderen mehr oder weniger den Platz wegnehmen, also ihre weitere Ausbildung und Vermehrung hemmen. Die kräftigeren werden also eine grössere Zahl Nachkommen liefern als die schwächeren etc., s. S. 217 u. f.

Wenn wir nach den Eigenschaften fragen, die in diesem [89] Kampfe der Zellen Ausschlag gebend sein werden, so finden wir, dass es wiederum die im Kampf der lebensthätigen Molekel bereits bewährten Eigenschaften sind. Es werden voraussichtlich

[1]) VIRCHOW's Archiv Bd. 79. 1880. S. 120.

Digitized by Google

die im Stoffwechsel durch stärkere Affinitäten sich leichter regenerirenden und ebenso die weniger verbrauchenden ceteris paribus über die weniger mit diesen Eigenschaften ausgerüsteten die Uebermacht erlangen; denn bessere Fähigkeit, sich zu ernähren, und geringerer Verbrauch für die eigenen Bedürfnisse sind sicher als günstige Vorbedingungen des Wachsthums anzusehen. Das Gleiche gilt von jenen Zellen, welche mit der Qualität des vorhandenen Nahrungsmaterials am besten sich nähren können, ebenso von solchen, welche bei grösserem Mangel eine grössere Affinität nach Nahrung bekommen, also der Selbstregulation fähig sind; und ebenso werden auch hier wieder bei Nahrungsmangel diejenigen am ehesten verhungern und aussterben, welche ceteris paribus in ihrem Stoffwechsel die meiste Nahrung verbrauchen.

Ingleichen werden unter Zellen, welche Reizen ausgesetzt sind, diejenigen einen wesentlichen Vortheil haben und sich cet. par. mehr vermehren, welche bei der Reizeinwirkung am wenigsten rasch sich verzehren, welche durch den Reiz in ihrer Affinität zur Nahrung und in der Regeneration gestärkt werden; und eventuell werden noch mehr diejenigen Zellen die anderen überholen, welche durch den Reiz bis zur Uebercompensation gekräftigt werden. Auch müssen alsdann wiederum Zellen, die mit ihrer Zellsubstanz den Reiz leichter aufnehmen, einen Vortheil davon haben; und wenn blos ein Reiz auf ein Gewebe wirkt, so wird diejenige Zell-Qualität, welche am meisten durch diesen specifischen Reiz gekräftigt wird, sich cet. par. am meisten durch Vermehrung der Zellen ausbreiten.[1]).

Die Vermehrung solcher Zellen wird, da alles Geschehen nach dynamischen Aequivalenten sich vollzieht, so lange statt-
[90] finden, bis jede der vorhandenen Zellen, auf deren Gesammtheit der Reiz in seiner als constant angenommenen Grösse sich vertheilt, nur noch so viel Reiz erhält, dass sie bei dieser mittleren Reizgrösse nicht mehr zu weiterer Vermehrung angeregt wird. [Einer constanten Reizgrösse entspricht also eine bestimmte Organgrösse; wenn letztere erreicht ist, dann besteht Gleichge-

[1]) Die erste Ausführung über diese Verhältnisse findet sich S. 100.]

Digitized by Google

wicht zwischen beiden und damit Stabilität der Form, s. Nr. 7, S. 146 u. f., Nr. 8, S. 407.]

Aendert sich die Qualität des Reizes, so wird wiederum, wie beim Kampf der lebensthätigen Molekel, aus den vorkommenden, von Zelle zu Zelle vererbbaren Variationen auch eine neue Zellqualität gezüchtet werden, welche siegend die alte direct in ihrer Ernährung beeinträchtigt, ganz abgesehen davon, dass die alte durch den ihr nun mangelnden Lebensreiz auch von selber schon der Atrophie verfallen muss. Wirken dagegen abwechselnd und wiederholt verschiedene Reize, so werden auch hier wieder schliesslich nicht Zellarten, welche zugleich durch die verschiedenen Reize gekräftigt werden, gezüchtet; sondern verschiedene Zellsorten, von welchen jede blos durch Einen Reiz, aber von diesem besonders stark gekräftigt wird, werden nebeneinander herangebildet. Auch der Kampf der Zellen schliesst so eine Tendenz zu immer specielleren Differenzirung ein, wie der Kampf der Molekel. Denn auch hier kann unmöglich Eine Qualität durch zwei verschiedene Reize so hochgradig gekräftigt werden, als zwei verschiedene Qualitäten, von denen jede vollkommen blos für Einen Reiz angepasst ist. Wenn daher dem letzteren Verhältniss entsprechende Varietäten aufgetreten sind, müssen sie das Uebergewicht erhalten.

Diese allgemeine Ableitung der Eigenschaften, welche eventuell im Kampfe siegen müssen, mag auf den ersten Blick als sehr müssig erscheinen; sie ist es aber nicht so ganz. Denn einmal ist sie nicht ohne Nutzen für unsere Erkenntniss, besonders als heuristisches Princip; und zweitens werden wir bei der Betrachtung der realen Verhältnisse sehen, dass in der That nicht unwichtige Anhaltspunkte für die Annahme vorhanden sind, dass die hier, bei eventuellem Auftreten, als Sieg ge- [**91**] winnend erkannten Eigenschaften wirklich existiren, das heisst, dass also die Qualitäten der unseren Planeten zusammensetzenden Elemente in der That ausreichend gewesen sind, diese theoretisch erwiesenen Sieger hervorzubringen.

Es scheint somit im Kampfe der Zellen alles so zu sein, wie beim Kampfe der lebensthätigen Molekel, ganz dieselben Eigenschaften den Sieg zu gewinnen, somit die Ausführung erledigt zu sein.

Digitized by Google

Dies wäre aber voreilig. Zunächst bedingt schon der Umstand, dass nicht blos Vergrösserung, sondern auch Vermehrung der Zellen stattfinden muss, einen Unterschied der züchtenden Wirkung des Kampfes der Zellen von dem Kampfe der kleinsten lebensthätigen Zelltheile. Denn es ist möglich und wahrscheinlich, dass zur Vermehrung der Zellen noch andere Momente gehören, als zur blossen Vergrösserung derselben unter Vermehrung ihrer Masse, wenn auch, wie im Obigen angenommen, die allgemeinen Vorbedingungen beider dieselben sind.

Wir unterscheiden nach unserer heutigen Auffassung zwei Zellbestandtheile, einen die Function der Zelle besorgenden, somit das Specialleben führenden Theil, den „Zellleib", einen anderen die eventuelle Vermehrung einleitenden [und das gestaltende Geschehen vorzugsweise vollziehenden], abgesonderten, den Zellkern; und es ist Grund, diesen beiden Theilen, wie sie verschiedene Functionen haben, auch ganz verschiedene Qualitäten zuzuschreiben.

Jedenfalls müssen also auch diejenigen Qualitäten des Kernes, welche unter den gegebenen Bedingungen am besten sich nähren können, sich stärker ausbreiten; und ebenso werden, im Falle Reizeinwirkungen bis zu ihm dringen, derartige Qualitäten des Kernes, welche durch den Reiz in ihrem Lebensprocess gekräftigt und zur Vermehrung ihrer Substanz angeregt werden, einen Vortheil durch grössere Ausbreitung erlangen. Alle die oben erwähnten „allgemeinen Erhaltungs-Eigenschaften" müssen also auch auf die Substanzen des Kernes übertragen werden, müssen in ihm und mit ihm siegen.

Es muss nun diesen Eigenschaften des Kernes gegenüber fraglich bleiben, ob und wie weit die Eigenschaften des fungirenden [**92**] Zellleibes als günstige Vorbedingungen auch für die Kernvermehrung, also für den Ausgangspunkt der Zellenvermehrung anzusehen sind. Wir können daher bei unserer Unkenntniss dieser Verhältnisse zur Zeit nicht sicher beurtheilen, wie weit der Kampf der Zellen dasselbe züchtet, als der Kampf der lebensthätigen Molekel, in wie weit sie sich fördern oder widerstreben; aber wir werden doch im Weiteren aus dem empirisch beobachteten Verhalten Gründe finden, zu schliessen, dass sie sich fördern. Auch lässt sich eine Wahrschein-

Digitized by Google

lichkeit dafür aus dem Principe des Kampfes ableiten; denn wenn Qualitäten im Kern und Zellleib auftreten, welche beide durch dieselben äusseren Bedingungen gekräftigt werden, so werden die so zusammengesetzten Zellen wiederum einen Vortheil vor anderen haben, in welchen blos Ein Bestandtheil gekräftigt wird.

[Doch ist der Zellkern in Folge seiner idioplastischen Functionen, als Träger der vererbten Gestaltungsfähigkeiten, das in sich viel Typischere, durch morphologische Selbstregulationen Gesichertere als der Zellleib; so dass aus diesem Grunde der Kampf verschiedener Theile des Kernes ein sehr eingeschränkter sein wird gegenüber dem unter verschiedenen Theile des Zellleibes.]

Eine Tendenz zu einem Kampfe um den Raum zwischen diesen beiden Zellbestandtheilen, Zellleib und Zellkern, scheint noch in Organen höherer Organismen vorhanden zu sein; denn sobald in den Muskeln der specifisch fungirende Theil atrophirt, findet eine Vermehrung der Zellkerne, die sogenannte „atrophische Kernwucherung“ [1]) statt, welche aber nicht zu einer Vermehrung der Zellen führt. Das Gleiche ereignet sich auch nach Flemming in den Zellen atrophischen Fettgewebes [2]). Doch sind diese Erscheinungen vor der Hand für uns von keiner Wichtigkeit und wir knüpfen den Werth unserer Ableitungen in keiner Weise an die Auffassung, welche diese Vorgänge erfahren.

Wir kommen nun zu einem weiteren Unterschied des Kampfes der Zellen von dem Kampf der lebensthätigen Molekel. Und da wir es hier mit grösseren Verhältnissen zu thun haben, welche der directen Beobachtung zugänglich sind, so sind wir hier auch im Stande, [93] die thatsächliche Berechtigung der Annahmen genauer zu controliren.

Es handelt sich um die Verhältnisse beim „Kampfe um den Raum“ (s. S. 217 u. 234). Wenn der Raum, um welchen gekämpft wird, ganz frei ist, so wird, wie oben (S. 237) geschildert, ceteris paribus die grössere Wachsthumsgeschwindigkeit an sich siegen.

---

[1]) Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. Berlin 1877, S. 503.

[2]) Archiv f. mikroskop. Anatomie. VII. S. 32, 328. Virchow's Archiv. Bd. 52. Seite 568.

Digitized by Google

Das passive Ende des Wachsthums dagegen ist allemal durch den Widerstand an den Nachbartheilen gegeben. Also muss Druck dem Wachsthum Schranken setzen können. Das ist im allgemeinen sehr bekannt, aber gleichwohl für die thierischen Organismen nicht in der Weise bewiesen, wie es uns hier nöthig ist. Der Druck, von dem es bekannt ist, ist immer Druck, welcher ausgebreiteter auf eine grössere, aus Zellen und Blutgefässen zusammengesetzte Stelle wirkt. Da nun die Blutgefässe, insbesondere die Capillaren, leicht comprimirbar sind, so wird den betreffenden Stellen des Gewebes die Nahrung entzogen und dasselbe damit der Hungeratrophie, aber nicht der Druckatrophie unterliegen.

Hier, beim Kampfe der einzelnen Zellen kann natürlich eine solche Compression der Blutgefässe nicht stattfinden.

Trotzdem kann wohl der Druck der einzelnen Zellen gegen einander in der gleichen Weise mechanisch nachtheilig wirken; denn auch die Zelle selber ist von einem Netzwerk mit Flüssigkeit erfüllter Räume durchzogen, welche bei der Compression verengt werden, wodurch die Ernährung beeinträchtigt werden muss. Dabei ist noch abgesehen von den Nachtheilen innerer Erhöhung der Spannung für die Diffusion, für die Protoplasmabewegung oder für manche chemischen Umsetzungen. Und auch schon im Kampf der lebensthätigen Molekel wird das Feld von den besiegten Substanzen nicht activ geräumt; sondern letztere müssen durch die rascher wachsende Substanz verdrängt werden, oder sie leisten dem weiteren Wachsthum der anderen Substanz durch Gegendruck Widerstand; wie denn jeder Kampf um den Raum nur auf mechanische Weise, durch Druck entschieden werden kann.

Es erhellt nun, dass diese wichtige Eigenschaft der Wider-
[94] standsfähigkeit gegen Druck, wenn sie einer Zelle und ihren Nachkommen in höherem Maasse zu Theil ist, als den anderen Zellen der Umgebung, gleichfalls zum Siege und zur allgemeinen Ausbreitung führen kann, selbst wenn die Vermehrung eine langsame, aber stetige ist. [Es müssen also zugleich die druckfestesten Zellen gezüchtet werden. Dass in dieser Widerstandsfähigkeit erhebliche Verschiedenheiten vorkommen, bekunden viele pathologische Vorkommnisse;

Digitized by Google

Entzündungsherde und Geschwülste, welche ihre Umgebung zum Schwund bringen, fühlen sich wesentlich härter an als letztere.

Virchow[1]) betont die nutritive Spannung, die Tension, welche die Ursache des Tonus der Gewebe ist und die Atonie, welche ausser schlechterer Ernährung zugleich Erschlaffung (Relaxation) und Schwäche (Debilitas) bedeutet. Von diesem natürlich auch schon in den einzelnen Zellen verschiedenen Tonus hängt die Fähigkeit der Zelle, den Kampf um den Raum zu bestehen, ab. Doch ist diese Fähigkeit nicht der einzige Factor; denn die weichen Markgranulationen eines Knochens vermögen die harte Knochensubstanz aufzulösen.

Virchow[2]) sagt weiterhin: „Ein wachsender Theil, sei es, dass er einfach anschwillt, sei es, dass er wuchert, drängt die Nachbarschaft auseinander, entzieht ihr auch wohl ihr Nahrungsmaterial, erdrückt sie und hungert sie aus. Es besteht ein Verhältniss des Gegensatzes, ein nutritiver Antagonismus zwischen Theilen desselben Gewebes sowohl als zwischen verschiedenen Organen."]

Ob solches auch schon innerhalb der Zelle, also im Kampf der lebensthätigen Molekel möglich ist, wird davon abhängen, ob der Druck im Organismus blos mechanisch oder auch chemisch hemmend zu wirken im Stande ist[3]), und im ersteren Falle, ob die Theile der neu auftretenden Variation in der Zelle genügend dicht zusammengeschlossen sind, um als neuer, zu einem Ganzen geformter Bestandtheil ähnlich wie eine Geschwulst mechanisch gegen die Nachbarschaft kämpfen können. Ueber das Vorkommen dieser Eigenschaft haben

[1]) Die Cellularpathologie, IV. Aufl. 1871 S. 369.]

[2]) R. Virchow, Handb. der spec. Pathol. u. Therapie Bd. I S. 277, 1856.]

[3]) Cailletet und Pfaff haben gezeigt, dass chemische Reactionen, bei denen das Volumen der Massen sich vermehrt, wie z. B., wenn man Schwefelsäure auf Kreide giesst, bei sehr starkem Drucke nicht mehr eintreten. Dagegen wird die chemische Vereinigung von festen Körpern, deren Producte einen geringeren Raum einnehmen, durch sehr starken Druck ebenso befördert, als ob die Körper geschmolzen wären; Schwefel und Kupfer verbanden sich zu crystallisirtem Kupferglanz (s. Walther Spring, Bullet. der belgisch. Ac. d. Wiss., 2. Ser. Bd. 49, cit. nach Kosmos, Zeitschr. 1881 Bd. X, S. 439). Es ist daher vielleicht nicht unmöglich, dass die feinen Vorgänge der Assimilation im Organismus durch Drucksteigerung ein wenig gehemmt werden; besonders aber kann beim Leben unter starkem Luftdruck, bei Tauchern etc. die Kohlensäureausscheidung gehemmt werden, ein Moment, welches wohl der Prüfung der Pathologen werth ist.]

Digitized by Google

wir kein Urtheil; deshalb habe ich es unterlassen, sie beim Kampf der Molekel zu erwähnen und zu verwerthen.

Für den Kampf der einzelnen Zellen gegeneinander haben wir Beweise in zahlreichen pathologischen Vorkommnissen, indem Zellen in andere Zellen hineindringen; so z. B. bei der lacunären Usur der Muskelfasern durch Sarcomzellen, nach R. Volkmann[1]), Klemensiewicz[2]), oder durch Wanderzellen in Folge vorübergehender Aufhebung der Blutcirculation nach R. Erbkam[3]); [ebenso haben Ranvier[4]) und Tizzoni[5]) weisse Blutzellen in Nervenfasern eingedrungen gefunden, wo dieselben das Nervenmark aufzehrten]. Ferner ergiebt sich aus dem normalen Vorgange bei der Regeneration der Epithelien, wie wir sie für die Epidermis von G. Lott[6]), für die Flimmerepithelien der Luftröhre von O. Drasch[7]) kennen gelernt haben, auf das Bestimmteste eine gegenseitige Beeinflussung durch Druck, welche unter Durchbrechung, Zertheilung und Zerstückelung der alten Zellen dieser Gewebe zum theilweisen Schwunde und zur Ausstossung derselben führt. [Diese Beispiele zeigen zunächst die Thatsache eines Kampfes der Zellen. Die ersteren Fälle repräsentiren Kampf der Zellen verschiedener Gewebe miteinander, welcher etwas stärkere Eigenschaften züchten kann. Die letzteren Beispiele dagegen betreffen einen Kampf der jüngeren Zellen gegen ältere desselben Gewebes; da die siegenden jüngeren Zellen später auch alt werden, so züchtet dieser Kampf also keine bleibenden stärkeren Qualitäten. Ein solcher züchtender Kampf um den Raum dagegen kommt vielleicht bei dem starken Wachsthum im Embryo und in der Jugend vor. Ich glaube einen Ausdruck überwiegender Druckfestigkeit unter verschiedenen Zellen desselben Gewebes darin sehen zu dürfen, dass die eine sich in die andere einwölbt; freilich kann auch die beim Absterben eintretende Contraction zur Kugel

---

1) Virchow's Archiv. Bd. 50. 1870 S. 547.

2) Wiener Sitzungsber. Bd. 79. Abth. III. 1879.

3) Virchow's Archiv. Bd. 79. Heft 1.

[4) Ranvier, Leçons sur l'histologie du système nerveux. Paris 1878.]

[5) Tizzoni, G. Sulla patologia del tessuto nervoso. Arch. p. l. scienze med. 1878. III.]

6) Centralblatt f. d. med. Wiss. 1871.

7) Wiener Sitzungsber. Bd. 80. Abth. III. 1879.

Digitized by Google

bei noch nicht zu bleibender Gestalt differenzirten Zellen, z. B. bei Furchungszellen, ähnliche Gestaltungen hervorbringen (s. II, S. 151).]

[95] Zu den wichtigen allgemeinen Lebensbedingungen gehört auch die Beseitigung der Stoffwechselproducte; denn ihre Anhäufung würde schädlich sein, einmal weil sie als für den Organismus todtes Material unnützer Weise Raum einnehmen und besonders, weil sie durch ihre chemische, vom Organismus different gewordene Beschaffenheit direct schädlich wirken. Es werden daher ceteris paribus ebensowohl Zellen, welche weniger schädliche Stoffwechselproducte bilden, als auch diejenigen, welche die Abfuhr derselben leichter besorgen können, einen wesentlichen Vortheil im Kampfe vor den anderen Zellen voraus haben und daher leichter sich erhalten und ausbreiten.

[Auch die Wanderungsfähigkeit der Zellen kann zu einer Concurrenz und Auslese führen, indem unter manchen speciellen Verhältnissen solche Zellen, welche z. B. durch den von einer Nahrungsquelle ausgehenden Diffusionsstrom veranlasst werden, der Stelle stärkerer Concentration zuzuwandern, oder bei Verbreitung schädlicher Stoffe die Stelle stärkerer Concentration zu fliehen besser erhalten bleiben als andere, denen diese Eigenschaft des positiven und negativen Chemotropismus Engelmann-Pfeffer's fehlt oder in minderem Grade eigen ist; so musste beim Auftreten geeigneter Variationen der positive und negative Chemotropismus gezüchtet werden.]

Die Wirkungsgrösse des züchtenden Kampfes der Zellen ist [wie die des Kampfes der lebenthätigen Molekel in erster Linie bedingt durch das Auftreten neuer assimilationsfähiger, also von Zelle zu Zelle vererbbarer Qualitäten, welchen grössere Dauerfähigkeit unter den Genossen gleicher Ordnung und unter den die Gebilde dieser Ordnung beeinflussenden äusseren Einwirkungen als Nahrung, Reize, chronische Schädlichkeiten zukommt. Zweitens ist die Wirkungsgrösse dieses züchtenden Kampfes] bedingt durch die Zahl von Zellgenerationen, in welchen er zur Wirkung gelangt; und diese ist natürlich abhängig von dem Zeitpuncte des Auftretens der neuen vererbbaren Eigenschaft im Leben des Individuums. Tritt sie erst im erwachsenen Individuum auf, wo blos noch physio-

Digitized by Google

logische Regeneration stattfindet, so kann sie überhaupt nur in engerem Bezirke und nur in jenen Organen wirken, deren Zellen noch einer physiologischen Vermehrung entweder zur Regeneration oder zur Arbeitshypertrophie unterliegen, also in den Epithelien, den Schleim- und vielleicht noch anderen Drüsen, in Muskeln, Knochen, im Knorpel- und im Bindegewebe und in den Nerven; nicht aber, so viel wir bis jetzt wissen, in den Lagern der Ganglien- und Sinneszellen.

Tritt dagegen die neue Variation schon frühzeitig im Embryo auf, so wird, da sie irgend einen Vorzug für die Ausbreitung hat, sich nach dem Maasse desselben ihr Verbreitungsgebiet über das ihrer ursprünglich gleichstehenden Genossinnen ausdehnen; so dass eine neue günstige moleculare Variation, auch wenn sie erst nach der Bildung der Keimblätter [**96**] auftritt, sich eventuell gleich fast in einem ganzen [?] Gewebe verbreiten kann. Und was so gezüchtet ist, ist also wieder das zum Leben Kräftigste, zur Selbsterhaltung Geeignetste, eventuell die kräftigste Reaction auf Reize Gebende, seien letztere nun physikalischer oder chemischer Natur und, falls bis zur Uebercompensation des Verbrauchten durch den Reiz gekräftigt wird, die Fähigkeit zur Arbeitshyperplasie.

Aus diesen so gezüchteten allgemeinen Eigenschaften wird secundär erst wieder aber gleichzeitig die Auslese im Kampfe um's Dasein unter den Individuen dasjenige züchten, was dem Individuum als Ganzem dienlich ist. Diese Züchtung wird wieder dadurch erleichtert, dass in Folge der durch den Kampf der Zellen erfolgenden weiteren Verbreitung der neuen kräftigeren Eigenschaften der neue Charakter gleich mit entschiedenerer Bedeutung auftritt, und wenn er nützlich ist, gleich in höherem Maasse förderlich zur Geltung kommt, oder wenn er nachtheilig ist, wieder durch Selbstelimination des Individuums aus der Reihe des Lebenden verschwindet.

Auch direct „gestaltend" kann der Kampf der Theile bei den Zellen wirken: einmal, indem er z. B. solche Zellen erhält, welchen es ihrer Natur nach eigen ist, eine günstige Lage zu den Blutgefässen, also zu der Fläche, von welcher die Nahrung ihnen zukommt, einzunehmen, d. h. welche in erblicher Weise das Vermögen des Trophotropismus haben, d. h. gegen die Nahrungsquelle hin zuwandern und

Digitized by Google

sich um sie zu sammeln; oder andererseits, indem der Kampf, wie dargelegt, solche Zellen erhielt, welche bei Einwirkung bestimmter oft vorkommender Reize in ihrer Erhaltung gekräftigt und zum Wachsthum angeregt werden; diese „Qualitäten" werden gestaltend wirken, sofern diese „Reize" selber nur in gewisser abgegrenzter Ausbreitung vorkommen, also gleichsam selber gestaltet sind, wie der Druck in den Knochen, der Zug in den Sehnen, Bändern und Fascien, worüber in dem Kapitel von der Reizwirkung ausführlicher erörtert werden wird.

3. Der Kampf der Gewebe.

Auch zwischen den verschiedenen Geweben ist natürlich ein Kampf möglich. Indessen, da es ein Kampf heterogener Dinge ist, so kann er nicht, wie der Kampf der Molekel und der der Zellen, zur Auslese des Besseren führen, er kann nicht die Entwickelung des Organismenreiches durch Steigerung der [97] Eigenschaften fördern und abkürzen; er kann nicht das an sich Beste „züchten" [ebensowenig wie etwa directe oder Wettkämpfe zwischen Studenten und Handwerksburschen zur Züchtung tüchtiger Studenten resp. Beamten oder tüchtiger Handwerker führen; denn in solchen Kämpfen verschieden fungirender Wesen wirken oft Eigenschaften ausschlaggebend, die für die specifischen Leistungen jedes derselben, in welchen zu siegen berufsmässig förderlich ist, nicht zur Geltung kommen].

Das bleibende Resultat seines Wirkens wird mit Nothwendigkeit nur das Gleichgewicht zwischen den Geweben sein. Denn Gewebe, welche zu lebenskräftig für die anderen sind, auch wenn sie selber sehr nützlich wären, müssen zur Vernichtung des Ganzen führen; wie uns dies zahlreiche pathologische Beispiele thatsächlich zeigen. Die Geschwülste sind bekanntlich solche mit abnormer Lebenskraft ausgestattete Gewebe, die sich auf Kosten der Nahrung und des Raumes der anderen Gewebe entfalten und mit diesen zugleich den Organismus zerstören. Ebenso ist die Stärkung der Bindesubstanzen, wie sie z. B. das Syphilisgift hervorbringt, hierher zu zählen; dieselben vermehren sich bekanntlich nach Einwirkung dieses

Digitized by Google

Giftes (ob erst nach dem weiteren Hinzutreten eines anderen accidentellen Reizes, ist für uns hier unerheblich) und bringen schliesslich die eingelagerten, specifisch fungirenden Theile der Organe zum Schwund. In ähnlicher Weise wirkt Arsen bei lange dauerndem Genuss ausser auf andere Theile auch stärkend auf die Entwickelung des Fettgewebes. Ist diese Vermehrung oft, z. B. bei Damen vortheilhaft, so ist dagegen nachtheilig die übermässige Vermehrung des Fettgewebes bei der allgemeinen Fettleibigkeit, insbesondere, indem sie die Bewegungen des Herzens erschwert. Ferner zeigt uns jede Entzündung in ihrer Auflösung und Zerstörung des normalen Gewebes einen solchen Kampf.

Auch schon allein durch abnorme Schwächung des einen Gewebes kann das andere das Uebergewicht gewinnen und sich auf Kosten des Raumes des geschwächten entfalten. So thun dies nach Thiersch[1]) im Alter die Epithelien in Folge der Schwächung des Bindegewebes; so erklärt Cohnheim[2]) das Einwachsen der Blutgefässe in alten geschwächten Knorpel, [98] so dringen nach C. Friedländer[3]) atypische Epithelwucherungen in entzündlich verändertes Bindegewebe ein. [Eine weitere Folge davon ist, dass noch mehr beim Wegfall eines Gewebes an einer Stelle das Nachbargewebe hypertrophirt, wie es S. Samuel und C. Weigert vertreten, s. S. 221.]

Diese Beispiele demonstriren deutlich, dass das normale Leben an das Gleichgewicht der Gewebe gebunden ist. Das sehen wir auch noch in anderer Weise; wenn z. B. ein Schnitt in die Hornhaut des Auges gemacht wird, so vermehrt sich nach H. v. Wyss[4]) sehr rasch das Epithel derselben und wächst in den entstandenen Spalt des Bindegewebes hinein, bis es ihn erfüllt; dann, allmählich nachfolgend, drängt das nachwachsende Bindegewebe den Epithelzapfen wieder heraus. Wenn eine Wunde vom Rande des Substanzverlustes her nicht rasch genug mit Epithel überhäutet wird, wächst bekanntlich das Granulationsgewebe als sogenanntes wildes Fleisch

1) Thiersch, Der Epithelialkrebs, namentlich der Haut. Leipzig 1865.
2) Cohnheim, Allgemeine Pathologie. Bd. I. Berlin 1877, S. 532.
3) C. Friedländer, Ueber Epithelwucherung und Krebs. Strassburg 1877.
4) Virchow's Archiv. Bd. 69. S. 24.

Digitized by Google

an der offenen Stelle heraus, während es am Rande durch den ganz feinen neugebildeten Epithelraum in den normalen Schranken zurückgehalten wird.

Da Mangel des Gleichgewichts zwischen den verschiedenen Geweben sehr rasch zum Tode der Individuen und somit zur Elimination derselben und ihrer nachtheiligen Qualität aus der Reihe der Lebenden führt, so müssten in den überlebenden Individuen blos Zustände des Gleichgewichts der Gewebe übrig bleiben und so eine harmonische Einheit in dem Wachsthum der Gewebe des ganzen Organismus durch Selbstelimination des Abweichenden gezüchtet werden.

Das so entstandene Gleichgewicht wurde aber blos für eine gewisse normale Lebensbreite erworben und kann durch Veränderung der Bedingungen leicht gestört werden. Sind z. B. die Bindesubstanzen abnormer, nicht durch eigene Thätigkeit bewirkter Vergrösserung der Blutzufuhr längere Zeit unterworfen, wie z. B. bei chronischen Unterschenkelgeschwü- [99] ren, so wuchert das Bindegewebe der Haut, zuweilen auch der darunterliegenden Muskeln und bringt dann die letzteren an den betreffenden Stellen zum Schwund.

Ob nun aber gegenwärtig im ganzen normalen Leben solches Gleichgewicht besteht, oder ob nicht vielleicht im Embryo manchmal das eine Gewebe über das andere activ siegen muss, um die normalen Bildungen herzustellen, ist schwer zu beurtheilen. Boll[1]), der letzteres auf eine histologische Beobachtung an der Lunge hin sofort als allgemeines Princip der ganzen embryonalen Entwickelung kategorisch aufgestellt hat, bekundet aber in seiner Arbeit, dass er gar keine Vorstellung von den Methoden gehabt hat, welche nöthig sind, derartiges überhaupt festzustellen. So stützt sich denn auch sein Schluss, dass (S. 27) specifisches Gewebe und Bindegewebe, jedes gegen das andere sich möglichst zur Geltung zu bringen sucht, und dass die Bildung jedes Organes das Resultat eines Kampfes zwischen diesen beiden Factoren sei, auf eine durchaus zweideutige Beobachtung. In diesem Sinne ist von ihm der Ausdruck: Kampf der Gewebe ange-

[1]) Boll, Das Princip des Wachsthums. Berlin 1876, S. 27.

Digitized by Google

wendet worden. Da sich wohl Niemand finden wird, der diese einseitige Auffassung der Morphogenese ohne jedes Beweismaterial weiter vertheidigen wird, so wäre es unnütz, hier weiter darauf einzugehen; und so mag denn auch die Ueberhebung des Verfassers in der Beurtheilung der Leistungen unserer verdientesten Männer, die nur in der Kritiklosigkeit der eigenen Ausführungen seiner Arbeit ein Aequivalent findet, ungerügt bleiben. Soweit Richtiges an seiner Auffassung ist, nämlich soweit er meint, dass im Embryo nicht immer ein „gleichmässiges" sich „neben einander" Entwickeln der Theile stattfindet, sondern dass oft bei der Gestaltung der neuen Formen bald der eine, bald der andere Theil eine mehr [**100**] active oder mehr passive Rolle spielt, war es bereits von Früheren erkannt und die Erforschung dieser Verhältnisse im Einzelnen [auf dem Wege des Experimentes zuerst von L. Fick[1]) und neuerdings descriptiv] mit den Methoden zur genauesten Topographie des Geschehens von His[2]) in Angriff genommen worden.

Da die specifisch fungirenden Gewebe immer in Stützgewebe, welches zugleich die Ernährungsgefässe einschliesst, eingebettet sind und dadurch von anderen specifischen Theilen desselben Organes, z. B. den zugehörigen Nerven, getrennt werden, so muss der Kampf der specifischen Gewebe immer zunächst mit dem Bindegewebe stattfinden.

Es scheint aber, dass das Bindegewebe auch im Erwachsenen noch an vielen Stellen eine Tendenz zu fortwährender Vermehrung hat, denn wenn in Drüsen, Nervensystem oder Muskeln die specifischen Theile aus irgend einer Ursache zu Grunde gehen, so pflegt die interstitielle Bindesubstanz zu hypertrophiren und den frei gewordenen Raum mehr oder minder einzunehmen [ein Causalnexus, welcher zuerst von Carl Weigert für die Bindesubstanz der Niere, Leber und Muskeln erkannt und zur Ableitung der sogenannten interstitiellen Entzündungen verwendet worden ist[3])]. Besonders beweisend sind

[1]) Ueber die Ursachen der Knochenformen, 1857. Ueber die Gestaltung der Gelenkflächen, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.

[2]) Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, 1874.

[3]) Die Bright'sche Nierenerkrankung, Volkmann's Sammlung klinischer Vorträge Heft 162, Seite 1435, 1442. 1879. Siehe auch oben S. 221 Anm.

Digitized by Google

derartige Vorkommnisse bei den strangförmigen Degenerationen des Rückenmarkes, weil hier mit Sicherheit die Bindegewebshypertrophie als secundäre Erscheinung nach der Atrophie der nervösen Theile aufgefasst werden kann, da einmal die Affectionen noch im Stadium der blosen Atrophie beobachtet worden sind, andererseits aber, weil primäre Erkrankung des Bindegewebes längs einzelner Nervenbahnen des Rückenmarkes oder Gehirnes bei der gleichmässigen Beschaffenheit der Bindesubstanz nebeneinander liegender Nervenbahnen absolut unverständlich wäre. Das schliesst aber natürlich nicht aus, dass am ersten Entstehungsorte, wie für die Rückenmarksschwindsucht wohl in manchen Fällen angenommen werden muss, der Process in der Bindesubstanz begonnen hat; aber das strangweise Weiterschreiten des Processes erfolgt dann von den hier zerstörten nervösen Theilen aus, und daran schliesst sich die strangförmige compensatorische Hypertrophie der Stützsubstanz[1]). Dasselbe findet in uns statt bei jeglichem Substanz- [**101**] verlust durch Verwundung. Der Ersatz des Verlorengegangenen durch Bindegewebe wird zwar in diesem letzteren Falle gewöhnlich als „Regeneration" bezeichnet, verdient aber diese Bezeichnung deshalb nicht, weil dabei die normale Structur der Stelle nicht wieder hergestellt wird. Der Vorgang ist also nicht mit der nach C. Hasse's[2]) und meiner Auffassung auf Erhaltung embryonaler Eigenschaften in den Zellen beruhenden Regeneration niederer Thiere, z. B. der Amphibien, vergleichbar, welche nach Entfernung eines Körpertheiles denselben wieder selbst bis auf die Speciescharaktere normal herstellt.

[Der Kampf der Gewebe gehört somit vorzugsweise in das Gebiet der Pathologie. Sobald das normale Gleichgewicht gestört ist, ist das Leben des Individuums bedroht. Daher haben ihn die Pathologen in den verschiedenen Krankheiten verfolgt und dabei zu ermitteln gesucht, wodurch im speciellen Falle die Störung zum Tode führte.]

Im erwachsenen Individuum scheint ein zerstörender Kampf der Gewebe als normaler Process blos noch vorzu-

[1]) Siehe A. Strümpell, Archiv für Psychiatrie von Westphal. Bd. 10 u. 11. [und L. Edinger oben S. 251].

[2]) C. Hasse, Morphologie und Heilkunde, Betrachtungen. Leipzig 1879.

Digitized by Google

kommen in den Knochen, indem hier die Zerstörung des Alten unter dem Einwachsen von Capillarschlingen stattfindet, wobei die von KÖLLIKER[1]) in ihrer Function erkannten grossen vielkernigen Zellen, die Osteoklasten oder Myeloplaxen, durch Auflösung der Knochensubstanz den Capillaren den Weg bahnen. Aehnliches findet im embryonalen und jugendlichen Individuum bei der der Verknöcherung vorangehenden Zerstörung der knorpeligen Skelettheile statt. [Ebenso gehört hierher die physiologische Druckatrophie der Knochen durch das Wachsthum der ihn durchsetzenden Gefässe und Nerven, eine Atrophie, welche durch die Venen (bei Blutstauung) häufig abnorme Grade erreicht[2]); ferner die modellirende Wirkung der dem Knochen anliegenden Muskeln auf diese (s. Nr. 11 S. 16). Ebenso scheint bei der Vernichtung alter Bestandtheile mancher weicher Gewebe eine directe Zerstörung, ein Auffressen durch andere Zellen, durch Leucocyten, zur Norm zu gehören.]

Trotz dieser im Allgemeinen geringen und, wie wir sahen, die Entwickelung und Kräftigung des Organischen nicht fördernden Wirkungsweise des Kampfes der Gewebe kann derselbe [**102**] in einer Beziehung doch noch von grösserer, direct nützender Bedeutung werden.

In dem Falle nämlich, dass die Gewebe die Eigenschaft haben, blos durch Reize ihre Kräftigung zu erhalten, wird bei ausschliesslicher Einwirkung der functionellen Reize der Kampf der Gewebe sofort zu einem Kampfe der Functionsstärke der Gewebe und er wird als solcher bestrebt sein, jedem Gewebe die für den Gebrauch, den das Ganze von seiner Function macht, nöthige Dimension zu geben. Wenn z. B. durch stärkeren Reiz zur Thätigkeit das Drüsengewebe zur Vermehrung angeregt wird, so werden durch diese Vermehrung auch das stützende Bindegewebe und die Blutgefässe zu entsprechen-

[1]) Würzburger physik.-med. Gesellschaft, Sitzungsber. 1872. Gleichzeitig entdeckte G. WEGNER dieselbe Function dieser Zellen in Fällen pathologischer Knochen resorption. Siehe VIRCHOW's Archiv. Bd. 56.

[2]) Siehe z. B. HAUERWAAS, Beiträge zur Anatomie des Schläfenbeins. Monatsschrift f. Ohrenheilkunde, 1880, Nr. 5.]

Digitized by Google

der Vermehrung angeregt werden. Das Gleiche gilt von allen anderen Geweben entsprechend ihren functionellen Wechselbeziehungen. Diejenigen Gewebe, welche bei einer Aenderung der functionellen Verhältnisse weniger in Anspruch genommen werden als bisher, werden ausser der Inactivitätsatrophie auch noch der Druckatrophie durch die stärker den Raum beanspruchenden Nachbartheile verfallen.

Es wird in diesem Falle der Kampf der Gewebe zu einem alle quantitativen Verhältnisse im Körper direct regulirenden Princip, zu einem Principe der functionellen Selbstgestaltung der zweckmässigsten Grössenverhältnisse.

Dies setzt aber, wie erwähnt, voraus, dass die Gewebe im erwachsenen Organismus ihre Kräftigung blos noch durch die functionellen Reize erhalten, mit der Zunahme derselben also zu stärkerer Entwickelung und zu stärkerem Widerstand gegen die Nachbarn gekräftigt, mit der Abnahme derselben zur Verringerung dieser Eigenschaften geschwächt werden.

Ob und wie weit wir berechtigt sind, Geweben des thierischen Organismus derartige wichtige Qualitäten zuzuschreiben, wird im III. Kapitel ausführlicher erörtert werden.

[103] ### 4. Der Kampf der Organe.

Auch im Kampfe der Organe sind es zumeist wieder heterogene Theile, welche mit einander um den Raum und eventuell auch um die Nahrung zu streiten haben. Die nächste Folge wird daher auch hier wieder die sein, dass blos solche Verhältnisse bestehen können, in welchen diese chemisch, structurell und physiologisch ungleichwerthigen Theile sich morphologisch das Gleichgewicht zu halten vermögen; denn wenn einer dieser Theile in seiner Wachsthumskraft so stark wäre, dass er die anderen verdrängte, so würde das Ganze zu Grunde gehen. Wenn der Kampf der Organe gleich dem der Gewebe somit das Gute hat, dass er Unhaltbares aus der Reihe des Lebenden rasch entfernt, so muss doch auch daran gedacht werden, dass auch er zugleich im Stande sein kann, manche vielleicht das stärkste für den Organismus leisten-

Digitized by Google

den Substanzen aus der Reihe des Lebenden zu eliminiren, wenn sie zugleich kräftiger sind als die der anderen Organe.

Eine „gestaltende" Wechselwirkung der Organe auf einander ist lange bekannt und in mannigfacher Weise gewürdigt worden; aber nicht als „züchtender" Kampf um den Raum. So ist die gegenseitige Beeinflussung der Eingeweide in ihrer Gestalt, besonders die passive Abhängigkeit der Gestalt der Leber von ihren Nachbarorganen, schon von Vesal, Cruveilhier und neuerdings von Braune, Toldt und Zuckerkandl, His[1]) und Anderen beobachtet und hervorgehoben worden; und Th. Rott[2]) fand, den Beweis ergänzend, dass beim Fehlen der rechten Niere und Nebenniere auch die normal vorhandene, diesem Organe entsprechende Grube in der Leber fehlte. Bei den Fischen sieht man noch mehr die vollkommene Abhängigkeit der Ge- [104] stalt der Leber von den Nachbarorganen, indem hier die Leber oft weit zwischen den Darmschlingen, die von letzteren gelassenen Lücken abgussartig ausfüllend, nach hinten reicht (s. auch S. 134). Ebenso zeigt sich bekanntlich die Lunge in ihrer Gestalt abhängig von der Brustwand, vom Herzen und von der Gestalt der Zwerchfellkuppel; die Nebenniere ist abhängig von der Niere, die Milz von Magen und Darm und das Grosshirn plattet die Hemisphären des Kleinhirns ab. Sehr interessant und morphologisch wichtig ist die Abplattung der Muskeln, z. B. der Wadenmuskeln, aneinander. Bei angeborener abnormer Grösse der Zunge werden die Schneidezähne durch den Druck des Organes allmählich nach vorn abgelenkt; andererseits wenn ein Zahn ausgezogen ist, rücken, wandern seine beiden Nachbarn allmählich näher gegen einander und verkleinern so die Zahnlücke.

Es liessen sich noch viele solcher gegenseitiger gestaltlicher Beeinflussungen anführen. Das für uns Wichtige an ihnen ist, dass diese Beeinflussung zur möglichsten Ausnutzung des Raumes geführt hat, und dass in Folge dessen nunmehr eine weitere Vergrösserung des einen Organes zumeist nur auf Kosten des anderen geschehen kann, sobald das letztere nicht die Kraft hat, dem Wachsthumsdruck

[1]) S. His, Archiv für Anat. u. Physiologie. 1878.

[2]) Verhandlungen der physik-med. Ges. in Würzburg. N. F. XIII. 1879. S. 125 ff.

Digitized by Google

des anderen zu widerstehen und das andere zu zwingen, sich blos noch aussen, [unter Vorwölbung der Körperdecke] zu vergrössern.

Falls, wie schon beim Kampf der Gewebe erwähnt und angenommen wurde, die Gewebe die Eigenschaft haben, blos durch den functionellen Reiz ihre Kräftigung zum Wachsthum und zur Selbsterhaltung zu erfahren, so wird damit der Kampf der Organe in gleicher Weise wie der Kampf der Gewebe zu einem sehr nützlichen Principe, zufolge dessen: einmal die Organe so gross sich entwickeln, als der zugeführten Reizgrösse, also dem Bedürfniss des Organismus entspricht; und zweitens werden die Organe bei Verringerung des Gebrauchs nicht blos der einfachen Inactivitätsatrophie verfallen, sondern, von ihren stärkeren Nachbarn direct beeinträchtigt, rasch bis auf jenes Volumen verkleinert werden, welches allein noch durch den Grad seiner Function für den Organismus [**105**] von Nutzen ist und durch diesen Grad der Function die Fähigkeit erhält, weiteren Verkleinerungen durch die Nachbarorgane Widerstand zu leisten. Letzteres zeigt z. B. der Musculus plantaris der Wade, welcher beim Menschen, entsprechend der Verringerung seiner Function, zu einem ganz geringen, in seiner Gestalt von den beiden anderen Wadenmuskeln abhängigen Gebilde reducirt ist, trotzdem aber in seinem erhaltenen Reste ein durchaus frisches, leistungsfähiges Aussehen zeigt. Daraus folgt ferner von selber, dass fast nicht gebrauchte Organe dagegen an Stellen, wo sie nur geringe Concurrenz um den Raum zu bestehen haben, sich längere Zeit erhalten können, wie wir dies bei den Ohrmuskeln des Menschen sehen.

[Eine besonders wichtige, aber kostspielige, durch diese Momente bedingte Anpassung an den Raum stellt die genau genommen fast allen Muskeln zukommende Fiederung dar. Durch Ausnutzung des Raumes soweit, bis Gegendruck weiteres Wachsthum hemmt, sind die Muskeln in solche Formen gewachsen, dass die Muskelfasern hochgradig schief zur Sehne stehen, weshalb oft 20—30 Procent ihrer Kraft für die beabsichtigte Leistung verloren gehen[1]).

[1]) Genauer betrachtet ist die die Fiederung der Muskeln charakterisirende schiefe Stellung der Muskelfasern zu den Sehnen durch mehrere Factoren

Digitized by Google

Dieser letztere Kampf der Organe um den Raum findet zwischen benachbarten qualitativ gleich beschaffenen Organen statt; da jedoch jedem Organ eine eigene besondere Thätigkeit und ihr entsprechendes Wachsthumsvermögen zukommt, so kann er gleichwohl nicht züchtend wie der Kampf um den Raum unter den gleichfungirenden Zellen oder Zelltheilen wirken.]

Ich glaube, dass durch den directen Kampf der Organe um den Raum manche derjenigen Erscheinungen, welche DARWIN unter dem Principe der Oeconomie des Wachsthums zusammenfasst[1]) auf näherem Wege sich erklären, als wenn, wie DARWIN als Hauptfactor ihrer Entstehung annimmt, die Organe vorwiegend durch Auslese aus zufälligen Variationen die den jeweiligen Umständen angemessene Reduction ihrer Grösse erfahren hätten.

Ausser um den Raum kann der Kampf der Organe auch noch um die Nahrung stattfinden. Und in dieser Beziehung scheint er schon längst erkannt und auch richtig aufgefasst gewesen zu sein, denn schon GOETHE und GEOFFROY ST.-HILAIRE haben gleichzeitig ein Gesetz der Compensation des Wachsthums aufgestellt, welches besagt,

---

bedingt: erstens dadurch, dass die Sehnen dünner als die Muskeln sind, blos $^1/_{30}$ bis $^1/_{130}$ so dick sind (s. oben S. 174, Anm. 2), was bei der Zusammenfassung vieler Sehnenfasern eines Muskels zu einer Sehne eine Schiefstellung der meisten Fasern zur Sehne bedingt, welche Schiefstellung am Rande um so grösser wird, je mehr Fasern zusammengefasst sind. Erst das zweite, aber die gröbere, mehr in die Augen fallende Fiederung bedingende Moment besteht in der möglichsten Ausnützung des Raumes für die Anbringung von Kraftmaschinen; dies gilt besonders für die Extremitäten. Die Muskeln wachsen hier meist so weit, bis der Gegendruck der Nachbarn weiteres Wachsthum hemmt; dabei kommen die Muskeln zu solchen Formen, dass die Muskelnfasern in der Ruhe oft 30° und bei der Verkürzung 50° schief zur Sehne stehen, so dass 20—30 Procent ihrer Kraft in innere Arbeit sich umsetzen, also für die beabsichtigte äussere Leistung verloren gehen. Aber auch ohne besondere Raumausnutzung, schon einfach durch die Lage des Ursprungs zur Ansatzstelle werden, besonders an den Extremitäten, Formen der Muskeln bedingt, welche Schiefstellung der Fleischfaserbündel zu den Sehnen, also Fiederung bedingen, z. B. beim Brachialis int., bei den Peronaeis etc. Im Speziellen machen sich auch selbständige, d. h. von der Function und dem Kampf um den Raum unabhängige Formverhältnisse geltend: Bei dem ohne eigenes Zuthun sehr muskeldicken Manne Maul aus München fand ich z. B. die MOHRENHEIM'sche Grube (zwischen Deltoides und Pectoralis major) trotz der ungewöhnlichen Dicke beider Muskeln eher grösser als gewöhnlich.]

[1]) DARWIN, Entstehung der Arten. S. 162.

Digitized by Google

dass, wenn viel organische Substanz zum Aufbau irgend eines Theiles verwandt wird, anderen Theilen die Nahrung entzogen wird und letztere damit reducirt werden. DARWIN[1]) erkennt diesem Gesetz [**106**] neben der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl eine nur geringe Wirkung zu, indem er sagt:

„Da der Zufluss organisirter Substanz nicht unbegrenzt ist, so kommt zuweilen das Princip der Compensation mit in Thätigkeit, so dass, wenn ein Theil bedeutend entwickelt wird, benachbarte Theile oder Functionen ganz reducirt werden. Dieses Princip ist aber wahrscheinlich von viel geringerer Bedeutung als das allgemeinere der Oeconomie des Wachsthums."

Eine solche Wirkung braucht nicht blos auf dem Wege collateraler Blutentziehung stattzufinden, indem mit der Erweiterung der Gefässe des einen Organes die der Nachbarorgane dadurch ceteris paribus weniger Blut zugeführt erhalten; sondern es scheinen derartige Wechselwirkungen auch in ganz anderer Weise vor sich gehen zu können. So kommt bekanntlich bei Frauen, welche Jahre lang stillen, eine Krankheit, die Osteomalacie, Knochenerweichung, vor, darin bestehend, dass bei der fortwährenden Abfuhr von Kalksalzen durch die Milchdrüsen den Knochen der Mutter die Kalksalze aus der Nahrung vorweggenommen werden, so dass die fortwährend neu gebildete Knochensubstanz weich bleibt und schliesslich, wenn die alte Knochensubstanz ganz durch die neue kalklose ersetzt worden ist, die Knochen von wachsartiger Weichheit sind und sich in jede beliebige Form verbiegen. Hier findet also der Kampf der Milchdrüsen mit den Knochen dadurch statt, dass die Zellen der ersteren die Kalksalze stärker aus dem Transsudate anziehen als die Osteoplasten oder die Knochengrundsubstanz ganz entfernter Organe, und dass erstere diese Salze so den letzteren vorwegnehmen.[2])

---

[1]) DARWIN, Das Variiren der Pflanzen. Bd. II. S. 403.

[2]) Bei chronischem Nahrungsmangel nehmen gerade die thätigsten, also am meisten verbrauchenden Organe, Herz, Gehirn, am wenigsten an Gewicht ab, sodass also diese thätigen Theile aus dem nahrungsarmen Blut vielmehr Nahrung anziehen, als die unthätigen Theile; dazu kommt vielleicht noch der Modus hinzu, dass, durch die Nahrungsarmuth des Blutes ausgelöst, in den unthätigen Organen eine Liquidation,

Digitized by Google

Uebersicht der Leistungen des Kampfes der Theile.

In dem vorstehenden Kapitel wiesen wir zunächst darauf hin, dass die Entwickelung des Organismus zwar nach im [**107**] Grossen gültigen, festen Gesetzen erfolgt, aber trotzdem nicht Constantes liefert, sondern schon in der Keimanlage und in der embryonalen Entwickelung durch äussere Einwirkungen alterirt wird und dass dies noch mehr in der postembryonalen Entwickelung der Fall ist, so dass eine Variabilität in allen Theilen angenommen werden musste, welche in dem thatsächlich beobachteten Verhalten ihre Bestätigung fand. Ferner führten wir aus, dass in Folge dieser Variabilität die Vererbung nicht bis zur Bestimmung des letzten Einzelgeschehens gehen kann, sondern sich begnügen muss, allgemeine Normativbestimmungen für das Geschehen zu treffen.

Eine nothwendige Folge dieser Freiheit und Verschiedenheit der Theile war, dass im Stoffwechsel und beim Wachsthum die stärkeren Theile die schwächeren, ihnen gleichartigen Theile durch Entziehung von Raum und eventuell auch von Nahrung beeinträchtigen und sich auf Kosten derselben in höherem Maasse ausbreiten müssen.

Wir sahen danach, dass der Kampf der „gleichartigen" Theile: der Kampf der lebensthätigen Molekel und der Kampf der Zellen aus den aufgetretenen Variationen dieser Theile eine Reihe von dauerfähigsten Qualitäten „züchtet", welche in Folge ihres allgemeinen Charakters auch dem Individuum in seinem Kampfe ums Dasein höchst nützlich sind. Letzteres beruht darauf, dass einmal die allgemeinsten Eigenschaften, welche im Kampfe den Sieg verleihen, überall dieselben sind; und dass zweitens das Ganze, als die Resultante der Theile, mit letzteren dieselben Bedürfnisse hat. Wenn aber die Theile im Kampfe gegen einander sich zu immer höherer Leistungsfähigkeit ausbilden, so muss damit auch ihre Gesammtwirkung entsprechend

eine Einschmelzung von Organtheilen unter Uebertritt ihres Materiales in die Blutbahn und Verwendung desselben durch die thätigen Organe stattfindet. Letzteres geschieht erwiesenermaassen bei vielen Thieren vor der Laichzeit, indem die Geschlechtsdrüsen sich auf Kosten der rasch zum grossen Theile aufgezehrten Muskulatur vergrössern resp. bethätigen].

Digitized by Google

zunehmen, in der gleichen Weise, wie sich die Leistungsfähigkeit eines Heeres steigert, dessen Offiziere unter einander wetteifern, und in welchem immer blos die besten derselben zur Heranbildung des Nachwuchses ausgewählt werden.

[Der Kampf der Theile beruht also im Allgemeinen auf denselben Grundsätzen wie der Kampf der Individuen; erstens auf dem Stoffwechsel der Organismen, welcher Ersatz und damit Nahrung nöthig macht, zweitens auf dem Wachsthum, das Raum erfordert. Daher findet in beiden Fällen sogenannter Kampf um Nahrung (inclusive aller die Ernährung, die Erhaltung im Stoffwechsel beeinflussenden Momente) und Raum statt.

Zur Erhaltung im Stoffwechsel sind, jede einzelne Eigenschaft für sich betrachtet, günstig: möglichst geringe Veränderung, möglichst guter Ersatz. Alle darauf hinzielenden Eigenschaften werden die dauerfähigsten sein, abweichende Eigenschaften werden bei ungünstigen Aenderungen späterer Umstände leichter zu Grunde gehen, also durch Selbstausmerzung aus der Reihe des Lebenden schwinden. Zum Ersatz ist nöthig Nahrung. Nur diejenigen lebensthätigen Substanzen, welche sich bei der Qualität der gegebenen Nahrung gut erhalten können, sind unter diesem Verhältniss dauerfähig; die andern schwinden wieder durch Selbstausmerzung. Dasselbe geschieht bei dem Eintritt von schädlichen Bestandtheilen in die Nahrung; alles dabei nicht Dauerfähige schwindet; das Uebrigbleibende ist das Dauerfähige, ist also widerstandsfähig, immun.

Ist Nahrung nur in einer zur Erhaltung der verschiedenen organischen Substanzen ungenügenden Menge vorhanden, so findet ein Kampf um die Nahrung statt; derselbe ist ein indirecter, indem die mit stärkeren Affinitäten versehene lebensthätige Substanz sich mehr aneignet; also Benachtheiligung des Einen durch die Existenz des Anderen, ohne dass beide direct auf einander wirken. Ausserdem werden ceteris paribus die mehr Nahrung zur Erhaltung benöthigenden Substanzen zuerst verhungern, also wieder durch Selbstausmerzung schwinden.

Zu dem reinen Stoffwechsel, dem Verbrauch und Ersatz des Verbrauchten kommt noch die Uebercompensation des Verbrauchten,

Digitized by Google

das Wachsthum; dasselbe besteht, soweit es hier in Betracht kommt, in Vermehrung der lebensthätigen Masse und vollzieht sich daher unter räumlicher Ausdehnung des Gebildes. Ist der vorhandene Raum absolut beschränkt oder bestehen äussere Ausdehnungshindernisse, so muss zwischen verschiedenen, auf Kosten desselben abgegrenzten Raumes sich ausdehnenden Gebilden ein Kampf um den Raum stattfinden; derselbe ist ein directer Kampf, der nur durch Druck des einen Theiles auf den anderen entschieden werden kann.

Rascher wachsende Substanz hat den Vortheil vor einer langsam wachsenden, dass sie eine grössere Ausbreitung findet als diese und dadurch dauerfähiger ist bei localen schädlichen Einwirkungen und ausserdem einen grösseren Wirkungsantheil am Leben erhält als die andere Substanz.

Also immer wird das Dauerfähigere ausgelesen. Die Vorgänge, durch welche dies geschieht, sind verschieden: der Stoffwechsel als solcher führt durch Selbstelimination, durch Selbstausmerzung des weniger Dauerfähigen zum Ueberbleiben des Dauerfähigeren; Nahrungsmangel bewirkt „indirecten" Kampf um die Nahrung, Wachsthum führt zum „directen" Kampf um den Raum.

Wir können zusammenfassend sagen:

Die Variationen der gleichartigen lebensthätigen Theile des Organismus führen zu einer Theilauslese, bei welcher unter Selbstelimination oder unter Kampf der Theile die nicht oder weniger dauerfähigen Theile entfernt und die dauerfähigsten Theile gezüchtet werden. Dadurch wird auch die Dauerfähigkeit (sogenannte Zweckmässigkeit) des Individuums im Allgemeinen erhöht.]

Dagegen muss aus der grossen Anzahl dieser im Allgemeinen leistungsfähigsten und die Selbsterhaltung steigernden Eigenschaften die [**108**] Auswahl des zu den besonderen Verrichtungen des Individuum, in seinen Beziehungen zur Aussenwelt Passenden natürlich einzig und allein durch den Kampf ums Dasein unter den Individuen stattfinden.

Die Eigenschaften der Individuen stellen somit blos Specialfälle und Combinationen dessen dar, was im Kampf der Theile sich zu erhalten fähig ist; während diejenigen im

Digitized by Google

Kampf der Theile erhaltungsfähigen Substanzen, welche nicht für die Erhaltung des Individuum an sich oder in seinem Kampfe mit der Aussenwelt sich eigneten, mit den betreffenden Individuen aus der Reihe des Lebenden eliminirt werden und seit jeher eliminirt worden sind.

Nahmen wir noch an, dass unter den vorgekommenen Variationen der lebensthätigen Substanzen auch solche gewesen seien, welche auf Zufuhr von Reizen in ihrer Assimilationsfähigkeit erhöht wurden, auf welche also der Reiz eine trophische, die Ernährung fördernde Wirkung, sei es direct oder indirect, ausübt, so sahen wir, dass diese Qualitäten siegen mussten. Der züchtende Kampf der lebensthätigen Molekel und der Zellen musste alsdann die Fähigkeit, auf Reize zu reagiren, immer höher steigern; und eventuell konnte auch eine Fähigkeit zur Uebercompensation des durch den Reiz Verbrauchten sich ausgebildet haben, welche ihrerseits zur Arbeitshypertrophie führte; wie umgekehrt der Umstand, dass der Reiz schliesslich zum unentbehrlichen Lebensreiz werden musste, beim Ausbleiben desselben zur Inactivitätsatrophie Veranlassung gab. Diese beiden Qualitäten sind dann im Stande, alle quantitativen Verhältnisse im Organismus nach dem Maasse des Bedürfnisses von selber zu reguliren.

Ausserdem ergab sich bei der Annahme der trophischen Reizwirkung aus dem Kampf der Theile auch gleich das Princip einer mit der Verschiedenheit der Reize sich steigernden Differenzirung, weil nur diejenigen Verbindungen durch Einen Reiz am meisten gekräftigt werden können, welche blos an ihn allein, nicht auch [**109**] zugleich an andere Reize angepasst sind; und weil daher an einen sich dauernd wiederholenden Reiz vollkommen angepasste Eigenschaften, wenn sie einmal in Spuren aufgetreten waren, die Herrschaft gewinnen mussten.

Ferner folgerte, dass mit der grösseren Ausbreitung, welche neu auftretende stärkere Qualitäten durch den Kampf der Molekel und der Zellen erlangen, einmal für Homogenität der Zusammensetzung innerhalb der Zellen und der Gewebe gesorgt wird, andererseits aber, was wichtiger ist, dass die neu auftretende Variation mit der grösseren Verbreitung gleich zu grösserer Bedeu-

Digitized by Google

tung gelangt, so dass eventuell ihr Nutzen gleich erheblicher, ausschlaggebender im Kampf der Individuen werden kann oder im entgegengesetzten Falle, wenn die Eigenschaft nachtheilig ist, die damit beladenen Individuen sofort aus der Reihe der Lebenden ausgeschlossen werden.

Andere sind dagegen die Leistungen des Kampfes der „verschiedenartigen" Theile: der Gewebe unter einander und ebenso des Kampfes der Organe. Der Kampf dieser Theile führt durch Selbstelimination zum alleinigen Ueberbleiben von Organqualitäten, welche sich im Körper morphologisch das Gleichgewicht zu halten vermögen, und ferner noch ebenfalls wieder zur möglichsten Ausnutzung des Raumes. Bei Annahme der Stärkung der Gewebe durch Reize bewirkt er ausserdem noch die Selbstregulation der quantitativen Entfaltung der Gewebe und der Organe nach den Bedürfnissen des Ganzen.

Durch jede der vier Kampfesstufen werden demnach die functionell nöthigen Grössenverhältnisse von selber ausgebildet, nach der Seite der Vergrösserung durch Stärkung der Ernährungsfähigkeit, nach der Seite der Verkleinerung durch Schwächung derselben und durch directe Beeinträchtigung im Kampfe um den Raum mit dem stärker Gebrauchten.

[Die Voraussetzung der „züchtenden", also „bleibenden" Wirkung aller dieser Auslesen ist, wie erwähnt, natürlich die, dass die übrig gebliebenen Qualitäten bleibende sind, dass sie sich also auf die Nachkommen der ausgelesenen Gebilde: der Zelltheile, Zellen und Gewebe übertragen, dass sie somit vererbbare Qualitäten sind. Wo dagegen die Auslese blos vorübergehend dauerfähigere Gebilde, wie vielleicht die jüngeren oder die gerade ausgeruhten, nicht überanstrengten Bestandtheile eines Gewebes oder einer Zelle erhielt, kann der Auslese natürlich keine züchtende Wirkung zukommen, also auch keine dauernde Anpassung resp. keine Immunität ihre Folge sein. Von der Grösse und Mannigfaltigkeit dieses Vorkommens solcher vererbbarer Qualitäten hängt daher die thatsächliche Grösse und Mannigfaltigkeit der züchtenden Wirkung des Principes der Theilauslese ab. Diese eventuelle Wirkungsgrösse wird natürlich bei

Digitized by Google

grösseren Aenderungen der Lebensbedingungen grösser und daher auch leichter feststellbar sein [1]).]

Schliesslich wurde noch kurz angedeutet, dass die so im [**110**] Kampfe der Theile erworbenen Reactionseigenschaften auch zur „directen functionellen Selbstgestaltung" höchst zweckmässiger Formverhältnisse fähig seien; und wir versprachen, die Gründe für die Annahme der Existenz solcher unschätzbar wichtiger Eigenschaften darzulegen, was im folgenden Capitel geschehen wird.

Wenn man, wie bisher geschehen, alle guten Eigenschaften eines Organismus blos von der directen Auslese in dem Kampf ums Dasein unter den Individuen ableitet, so ist dies dasselbe, als wollte man ausser den direct zur Wehrfähigkeit gehörigen auch alle anderen guten Einrichtungen eines Staates in Regierung, Gesetzgebung, Verwaltung, Wissenschaft, Kunst, Handel und Gewerbe und auch in der Leistungsfähigkeit der Vertreter dieser Stände allein auf den Kampf mit den kriegerischen Nachbarn zurückführen [2]). Mit diesem Gleichniss glaubte ich schon früher (s. S. 99) die Bedeutung des Kampfes der Theile

---

[1]) Daher empfiehlt es sich, die erste Prüfung des realen Vorkommens der „züchtenden" Auslese in pathologischen Verhältnissen vorzunehmen, etwa bei chronischem Hunger des ganzen Individuums oder einzelner Organe (durch Blutgefässverengerung oder Unterbindung), bei chronischer Vergiftung mit Arsen, Blei, Phosphor oder Ptomaïnen etc., bei Lähmungen der Muskeln durch Nervendurchschneidungen, oder bei Drüsen nach Exstirpation der Secretionsnerven.

In allen diesen Fällen allgemeiner Schädigung eines Organes findet man die verschiedenen gleichfungirenden Zellen desselben Organes stets in sehr verschiedenem Maasse verändert; viele gehen zu Grunde, manche überdauern die Schädigung, so dass an der Auslese an sich nicht zu zweifeln ist. Die Hauptaufgabe, aber zugleich auch die Hauptschwierigkeit ist es, zu entscheiden, ob diese Auslese eine züchtende, oder durch Ueberbleiben vererbbarer Qualitäten oder eine blos durch Ueberbleiben vorübergehend widerstandsfähigerer Theile bedingte ist. Um dies aus dem anatomischen Befund beurtheilen zu können, müssen wir erst das Leben der Organe, den ungleichen Gebrauch, die ungleichen Alterszustände ihrer specifischen Zellen kennen und zu beurtheilen vermögen, wovon wir leider noch sehr weit entfernt sind. Dies ist der Grund, warum Verfasser nach den ersten Versuchen und der durch sie gewonnenen Einsicht in diese Schwierigkeiten die Arbeit vorläufig wieder zurückgestellt hat. Das zweite Mittel zur Beurtheilung, ob züchtende Auslese vorliegt, ist der Nachweis der bleibenden Anpassung des Organes an die chronische Schädlichkeit.]

[2]) Weiteres siehe Nr. 5, S. 241—248, Nr. 7, S. 135 u. f., Nr. 8, S. 420 u. f. Nr. 18, S. 490 f.]

Digitized by Google

zwar kurz, aber verständlich angedeutet zu haben. Denn wem möchte nicht einleuchten, dass die Concurrenz und der Wettkampf der Vertreter desselben Standes und auch die regulirende Wechselwirkung der verschiedenen Stände auf einander mit zu den mächtigsten Factoren des stetigen Fortschrittes gehören? Wie weit würden wir ohne diesen Wettkampf der Einzelnen blos durch den Kampf mit den Nachbarstaaten gekommen sein?

III.

Nachweis der trophischen Wirkung der functionellen Reize.

A. Verhalten durch den „functionellen" Reiz zugleich „trophisch" angeregter Substanzen.

[**111**] Von den im vorstehenden Capitel angeführten Eigenschaften, welche im Kampf der lebensthätigen Molekel und im Kampf der Zellen siegen resp. nach Selbstausmerzung der anderen übrig bleiben müssen, wird das thatsächliche Vorhandensein derjenigen Eigenschaften, welche einfach im Stoffwechsel siegen, welche also sich mit dem vorhandenen Nahrungsmaterial am besten nähren und am wenigsten verbrauchen, Niemand bestreiten. Einmal, weil die Prämisse, der Stoffwechsel, eine unzweifelhafte Thatsache ist, mit welcher auch der Sieg des in demselben Begünstigteren eine Nothwendigkeit wird; und zweitens, weil die hochgradige Leistungsfähigkeit des Organismus, wie sie uns die Physiologie erkennen lässt und uns den höheren Organismus als die die zugeführte Spannkraft am meisten ausnutzende Maschine zeigt, direct beweist, dass solche vorzüglichen Eigenschaften vorhanden sind. Es ist aber wohl genügend dargelegt worden, dass, wenn diese Eigenschaften vorhanden sind, sie durch den Kampf der Theile ihre Ausbreitung gewonnen haben müssen; und dass durch den Kampf der Individuen blos diejenigen Specialfälle derselben, welche für die äusseren Bedingungen der organischen Species die günstigsten sind, ausgelesen werden konnten. Diese Eigenschaften sind zudem

Digitized by Google

rein physiologische und ohne besondere gestaltende Wirkung, so dass wir keine Veranlassung haben, weiter [**112**] auf sie einzugehen. Trotzdem soll über die Arten ihres Vorkommens in den Organismen, sowie über die Momente, welche den betreffenden Organen ihre Gestaltung verleihen, im IV. Capitel noch Einiges angeführt werden.

Anders ist es dagegen mit der Annahme, dass lebensthätige Substanzen oder richtiger Processe in den Organismen vorhanden seien, welche durch zugeführte Reize in der Assimilation gekräftigt werden und daher die Herrschaft in den bezüglichen Theilen des Organismus gewinnen müssen, sofern diese Reize während des ganzen Lebens wiederkehrend einwirken. Dass solche Eigenschaften, wenn sie einmal auftreten, siegen müssen, glaube ich im vorigen Capitel gleichfalls genügend dargelegt zu haben. Es bleibt demnach noch der Nachweis zu liefern, dass solche Eigenschaften in den Organismen vorkommen, ehe schliesslich zu einer aphoristischen Darstellung der speciellen gestaltenden Leistungen derselben bei der Entwickelung des Thierreiches geschritten werden kann.

In Folge der Schwierigkeit des Existenznachweises derartig qualificirter Stoffe wird es wohl das Beste sein, wenn wir, um ihr Vorhandensein erkennen zu können, zunächst die allgemeine Wirkungsweise solcher Substanzen ableiten und mit den thatsächlich vorliegenden Verhältnissen vergleichen.

Processe, resp. Insubstantiationen von Processen (s. S. 241 Anm.), welche unter Reizeinwirkung in ihrer Assimilation stärker gekräftigt werden, als dem erhöhten Verbrauche entspricht, bei welchen also die Fähigkeit der Uebercompensation, diese ursprünglich allgemeine Fähigkeit des Wachsthums trotz der Abhängigkeit bestehen geblieben ist, werden sich mit der Häufigkeit, also mit der grösseren Menge des Reizes zu grösserem Volumen entfalten oder insubstantiiren. Es wird also eine quantitative Selbstregulation der Grösse der Organe nach der Grösse des ihnen zugeführten Reizes stattfinden.

Im Organismus sind nun bekanntlich die Theile [**113**] vor fremden Reizen geschützt, abgesehen von der

Digitized by Google

inneren und äusseren Oberfläche. Die Reize, welche wirken, sind somit blos die functionellen Reize, so der Impuls für Nerven, für Ganglien-, Muskel- und manche Drüsenzellen, Druck resp. Zug für die Binde- oder Stützsubstanzen, für Knochen, Knorpel, Bindegewebe und elastisches Gewebe (s. Bd. II, S. 227).

Es wird also, wenn die Anpassung an den ausschliesslich einwirkenden Reiz durch die Theilauslese erfolgt ist, jedes Organ um so grösser sich entfalten, je häufiger der Reiz einwirkt. Da diese Reize aber blos in Folge der Thätigkeit des Organismus stattfinden, indem sie alle direct oder indirect von dem Reizcentrum in dem Gehirn abhängen, so werden sie blos das für den ganzen Organismus Zweckmässige hervorbringen, also direct das Zweckmässige für die Erhaltung des Individuums gestalten. Dies ist nun bekanntermaassen in den genannten Organen nach Lamarck, Darwin und Anderen entsprechend der Darlegung im Capitel I wirklich der Fall.

Bezüglich der Grösse solcher Uebercompensation erinnern wir an die Untersuchungen von Volkmann[1]), welche ergaben, dass die Blutgefässe das Zehn- bis Vierzehnfache ihrer normalen Spannung auszuhalten vermögen. Von den Muskeln weiss Jeder, dass, wenn er in der Jugend mit zehnpfündigen Hanteln zu üben angefangen hat, welche er nur mit grösster Willensanstrengung in gewisser Weise zu heben vermochte, er dies nach einiger Zeit mit Leichtigkeit kann und dass er bei derselben stärksten Willensanstrengung mit dem jetzt etwas verdickten Arm vierzehn- oder sechzehnpfündige Hanteln zu bewegen vermag. Ebenso ist durch alltägliche Erfahrung bekannt, dass die Knochen und Bänder normaler Weise viel grössere Belastungen und Spannungen auszuhalten vermögen, als diejenigen sind, an welche sie durch gewohnten Gebrauch angepasst sind[2]).

[1]) Volkmann, Haemodynamik. S. 290.

[2]) Antinous Rauber (Elasticität und Fertigkeit des Knochens, Leipzig 1876). fand die Druckfestigkeit einer Diaphyse des menschlichen Oberschenkels im Werthe von etwa 5000 kg; nach Messerer (Ueber Elasticität und Fertigkeit der menschlichen Knochen, Stuttgart 1881) betrug die Druckfestigkeit eines ganzen Oberschenkels 700 kg, des Schädels 650 kg. Diese hohen Zahlen drücken jedoch nur die Festigkeit gegen ruhende Belastung, also gegen Spannkraft aus; wir brauchen

Digitized by Google

So finden wir in [**114**] der „Uebercompensation" die erste Uebereinstimmung des Thatsächlichen mit dem von der hypothetischen Eigenschaft zu Leistenden.

Ist die Anpassung an den Reiz eine so vollkommene, dass derselbe zum unentbehrlichen Lebensreiz geworden ist, dass also ohne ihn die Assimilation und die Erhaltung der normalen Qualität überhaupt nicht stattfindet, so wird ein Weiteres sich ergeben. Die lebenden Theile werden sich blos da erhalten und ausbilden können, „wo" der Reiz wirkt; und wo ferner der Reiz in bestimmter Gestalt auftritt, wird eine **Ausgestaltung der Reizform** stattfinden; die Organe werden die Gestalt und die Structur des Reizes annehmen müssen (siehe S. 100).

Wirkt z. B. der Reiz, wie in den Knochen, vorzugsweise in gewissen Richtungen, so werden die in diesen letzteren liegenden Mutterzellen am meisten zur Bildung von Knochensubstanz angeregt werden; und da sie mit Uebercompensation arbeiten, wird bald in diesen

---

jedoch unsere Knochen meist zum Widerstand gegen lebendige Kraft beim Gehen, Springen oder Anstossen, welche so vielmal stärker wirkt, dass man mit einem Ziegenhainer Stock von 2 Pfund leicht jemanden den Schädel einschlagen kann. „Es wäre practisch werthvoll zu wissen, wie sich bei den Knochen, resp. Bändern, die Widerstandsfähigkeit gegen Spannkräfte zu der gegen lebendige Kräfte verschiedener Geschwindigkeiten verhält; und ebenso würde es auch theoretisch wichtig sein zu erfahren, wie rasch z. B. eine Masse von dem Gewichte des Rumpfes eines Individuum auf das Becken oder den Oberschenkel desselben herabfallen muss, um diese Organe zu zerbrechen. Aus der Vergleichung des gefundenen Werthes mit der Geschwindigkeit, mit welcher wir dieselbe Masse beim gewöhnlichen Springen auf die betreffenden Theile werfen, würden wir dann eine Vorstellung von der wahren Uebercompensationsgrösse gewinnen, mit welcher unser Knochengewebe bei der Anpassung der Knochen an häufig wiederkehrende Beanspruchungen arbeitet, und würden so erfahren, um wieviel unsere maximale Leistungsfähigkeit die Leistungen, für und durch welche wir uns geübt haben, übersteigt. Auch wird die genaue Erforschung der klinischen Vorkommnisse, z. B. die Feststellung der Höhe, aus welchen durch freien Fall Verunglückte mit oder ohne Schaden herabgestürzt sind, geeignete Anhaltspuncte an die Hand geben."

„Es steht zu erwarten, dass sich alle die Knochenstärken der verschiedenen Scelettheile des Menschen auf die geringe Zahl von drei Knochenbildungs-Coefficienten werden zurückführen lassen; und es ist wahrscheinlich, dass diese Coefficienten durch den Kampf ums Dasein in zweckmässiger Weise gezüchtet worden sind." (Entnommen einem Referate von mir über Messerer's Arbeit in der Breslauer ärztlichen Zeitschrift 1882). Weiteres siehe unten Nr. 4, Seite 178.]

Digitized by Google

Richtungen so viel Knochensubstanz gebildet sein, dass sie den Reiz vollkommen aufnehmen, während für die in anderen Richtungen gelegenen Theile, wenn sie überhaupt gebildet worden waren, nicht mehr genügend Reiz übrig ist und sie in Folge der Reizentziehung nicht wieder regenerirt werden können, also früher oder später dauernd in Wegfall kommen. So entlastet jedes vorhandene Knochenbälkchen seine nächste Umgebung. Und wenn die am stärksten gebrauchten Richtungen durch Substanz unterstützt sind, so werden sie in Folge der Uebercompensation auch fähig sein, die Anspannungen in anderen seltener und schwächer gebrauchten Richtungen auszuhalten und dieselben zu entlasten (siehe auch Nr. 4, Seite 186 und Nr. 5 S. 249).

Das Gleiche wird beim Bindegewebe, überhaupt bei allen Organen und Geweben stattfinden, welche eine blos mechanische Function haben, und deren Reiz also eine bestimmte innere und äussere Gestalt hat, wie sie uns die graphische Statik kennen lehrt.

[**115**] Wäre eine Fascie aus ganz verwirrten Fasern zusammengesetzt, so würden diejenigen Zellen und Fasern, welche in der Richtung stärksten Zuges liegen, am meisten [intermittirend] gedehnt, also gekräftigt; und da die ihnen anliegenden Zellen in Folge dessen am meisten Intercellularsubstanz ausscheiden, werden diese Fasern allmählich immer mehr den anderen Zellen den Reiz entziehen; dadurch werden letztere an ihrer eigenen Regeneration und der ihrer Fasern verhindert werden, so dass sie schliesslich schwinden und die in den das Stärkste leistenden Richtungen verlaufenden Fasern allein übrig bleiben. Hat das Gewebe von vornherein die Eigenschaft, blos unter der Einwirkung des Reizes gebildet zu werden, so werden derartige falsch gelagerte Fasern nur in den Anfangsstadien und nur schwach entwickelt vorkommen.

Für beide Organsysteme trifft, wie oben gezeigt, alles vollkommen zu; sie haben die Structur, welche den Druck- und Zuglinien entspricht.

Ob der Reiz etwa auch in den Muskel-, Drüsen-, Sinnes- und Ganglienzellen sich in bestimmter Weise verbreitet und daher eine bestimmte Structur dieser Theile hervorzurufen fähig sein kann, lässt sich zur Zeit nicht beurtheilen, und wir können somit gegenwärtig

Digitized by Google

die vorhandene Structur der betreffenden Theile in keine hierher gehörige Beziehung zu ihrem functionellen Reize bringen (Weiteres s. Nr. 8).

Es war im vorigen Kapitel dargelegt worden, dass, wenn überhaupt Anpassung an Reize stattfindet, an verschiedene Reize auch verschiedenartige Anpassungen vor sich gehen müssen. Und da der Reiz, sobald er ein organisches Gebilde trifft, durch dasselbe verändert wird, so muss, im Falle er, wie bei den Sinnesorganen, nicht verzehrt, sondern als sogenannte Erregung, somit verändert weiter geleitet wird, eine immer weiter gehende Differenzirung durch Anpassung an immer feiner unterschiedene Reizqualitäten stattfinden. Es wird also nicht blos für jeden öfter wiederkehrenden Sinnesreiz beim Vorkommen geeigneter qualitativer Variationen eine besondere Qualität [**116**] der percipirenden Elemente sich ausbilden müssen; sondern es wird eventuell auch eine ganze Reihe den Reiz beim Durchlaufen allmählich umformender Zellen entstehen können, wenn nicht schon die erste aufnehmende Zelle die Fähigkeit besitzt, ihn in den Bewusstseinszellen adäquate Form zu verwandeln. Dieses Verhalten wird uns durch die mehrfachen Unterabtheilungen, in welche die Umsetzung der Lichtbewegung abgegliedert ist, so dass ausser der Sinneszelle noch drei Ganglienzellen in der Netzhaut durchlaufen werden, ehe der Reiz die zur Fortleitung und zur Verarbeitung im Gehirn geeignete Qualität erlangt hat, thatsächlich vor Augen gestellt. [Die Art und Weise dieser Bildung ist Nr. 4, Seite 175 erörtert].

Es wäre beim Vorhandensein der supponirten Eigenschaft und beim Vorkommen geeigneter Variationen ferner erforderlich, dass auch an die Reizintensitäten, soweit sie regelmässig wiederkehren, besondere Anpassungen durch Züchtung gerade auf diese vorhandenen Reizstärken am stärksten reagirender Substanzen hätten stattfinden müssen. Dies ist nun bekanntlich auch bei den Reizorganen, den Muskeln, Drüsen, Nerven und Sinnesorganen, in ausgeprägtem Maasse der Fall; denn sie alle reagiren blos auf bestimmte mittlere Reizstärken am vollkommensten in ihrer specifischen Weise, auf erheblich grössere oder geringere Intensitäten aber relativ viel schwächer; bei den Muskeln giebt sich dasselbe Verhalten auch

Digitized by Google

noch in einem besonderen Formverhältniss kund, welches ich anderen Ortes ausführlich zu erörtern gedenke.[1])

Die Uebereinstimmung dieser eventuellen Leistungen von Substanzen, welche durch die Reize trophisch beeinflusst werden, mit den thatsächlichen Verhältnissen in den Organismen, insbesondere die Uebereinstimmung der Structur der Knochen und der Fascien mit den Richtungen stärkster Spannung, welche, wie im Capitel I gezeigt wurde, nicht durch Auslese nach DARWIN erklärt werden kann, beweist [**117**] meiner Meinung nach für diese Substanzen sehr evident die ihnen von uns untergelegte Qualität.

Für die anderen Gewebe, für die Muskeln, Drüsen, Nerven, Ganglien- und Sinneszellen kann ich dagegen das Angeführte nicht als zum Beweise ausreichend erachten. Für die aus diesen Geweben gebildeten Organe sind indessen noch andere Gründe vorhanden, um auch in ihnen dem functionellen Reize einen die Assimilation stärkenden Einfluss zuzuerkennen.

Für diese activ fungirenden Organe liegt eine grosse Reihe sehr interessanter und wichtiger Beobachtungen vor, von denen wir zunächst diejenigen vorführen werden, welche die Folgen der Reizentziehung nach Durchschneidung der den Reiz zuführenden Nerven erkennen lassen.

Nach Durchschneidung eines Bewegungsnerven atrophirt nach den übereinstimmenden Beobachtungen zahlreicher Untersucher der zugehörige Muskel mit absoluter Sicherheit innerhalb weniger Wochen zu einem bindegewebigen Strang. L. HERMANN[2]) sagt in Bezug darauf: „Ein beständiger erhaltener Einfluss des Nervensystemes ist durch diese Thatsache erwiesen, so viel auch noch zu ihrem Verständniss fehlt.“ Schon nach drei bis vier Tagen nimmt die directe und in-

[1]) Das betrifft die ungleiche specifische Länge der Muskeln, d. h. das ungleiche mittlere Verhältniss der Länge verschiedener Muskeln bei Dehnung und bei der üblichen oder der überhaupt von der Beweglichkeit der Scelettheile gestatteten Verkürzung. Ich habe gefunden, dass die mehr unbewusst gebrauchten Muskeln des Rückens und die Bündel des Zwerchfelles so lang sind, dass sie gewöhnlich blos 25—35% verkürzt werden, während die mit mehr Aufmerksamkeit gebrauchten, also wohl stärker erregten Hand- und Armmuskeln überaus häufig 50—60% contrahirt werden; die Beinmuskeln stehen in der Mitte. s. Nr. 8, S. 368.]

[2]) L. HERMANN, Handbuch der Physiologie. Bd. I, Abth. 1, S. 138.

Digitized by Google

directe Erregbarkeit des Muskels ab. Die Atrophie erfolgt unter Undeutlichwerden der Querstreifung, körniger Trübung, Schwund der specifischen Substanz, Fettkörnchen-Ansammlung und schliesslichem gänzlichem Schwund der specifischen Gebilde. Es findet also unter dem Zugrundegehen des Normalen, Specifischen ein anderer Stoffwechsel statt, von welchem es unbekannt ist, ob er blos ein Stehenbleiben des normalen Stoffwechsels auf niedrigerer Stufe darstellt, oder ob er eine eigene besondere Beschaffenheit besitzt, welche direct der normalen Regeneration [**118**] hinderlich ist. Dieser Process erfährt nach Schiff durch regelmässige electrische Reizung des der Atrophie verfallenen Organes eine bedeutende Verzögerung[1]). Er kann dagegen in geringerem Grade auch ohne Durchschneidung der Nerven schon durch blosse vollkommene Aussergebrauchlassung des Muskels eintreten, wie dies bei chirurgischen Krankheiten oft genug als Nebenerscheinung, z. B. chronischer Gelenkentzündung oder grosser Geschwülste vorkommt. Es scheint mir daraus hervorzugehen, dass der functionelle Reiz zur Erhaltung der Muskeln unerlässlich nöthig ist; und auch Cohnheim sagt[2]): „Die Elemente der Arbeitsorgane assimiliren blos, wenn sie erregt werden, nicht bei blosser Hyperämie[3])."

Die fundamentale Thatsache, dass Drüsen auf Nerveneinfluss thätig sind, wurde im Jahre 1852 von C. Ludwig an der Unterkiefer-

---

[1]) Reid (Edinb. monthl. journ. of med. sc. 1841. I. S. 320) lehrte zuerst die Entartung durch künstliche Reizung zu verzögern.]

[2]) Cohnheim, Vorlesungen über allgem. Pathologie. Bd. I. S. 586.

[3]) Eine besondere Ableitung der Activitätshypertrophie der Muskeln giebt neuerdings Jacques Loeb (Ueber die Entstehung der Activitätshypertrophie der Muskeln, Pflüger's Arch. 1894 Bd. 56, S. 270—272), wobei er als Mittelglied zwischen der Thätigkeit und der Volumzunahme des Muskels, die durch die Thätigkeit herbeigeführte, von ihm nachgewiesene erhebliche Zunahme des osmotischen Druckes in den Muskelfasern annimmt. Das in Folge dessen eindringende Wasser bedingt eine Volumzunahme: „die Protoplasmalamellen werden gedehnt; und es kann daher zur Einlagerung neuer Molecüle in den Interstitien derselben kommen, vielleicht in der Weise, welche Traube bei seinen Versuchen mit künstlichen Zellen entwickelt hat. Die Oberflächenvergrösserung (soll wohl heissen: Substanzvermehrung?) kann aber auch durch Apposition neuer Theilchen auf die gedehnten Lamellen definitiv werden."

Loeb muss dabei also annehmen, dass schon Dehnung der specifischen Muskelsubstanz die Neubildung solcher auslöst. Zugleich wäre noch die Möglichkeit der von mir nachgewiesenen dimensionalen Activitätshypertrophie darzuthun (s. Nr. 8, S. 407.)

Digitized by Google

drüse entdeckt und dann von anderen Autoren auf die anderen Speicheldrüsen und in letzterer Zeit von Luchsinger [1]) auf die Schweissdrüsen ausgedehnt.

Können also Reize die Function von Drüsen auslösen, so ergiebt sich ferner aus Versuchen mit Nervendurchschneidung, dass der functionelle Reiz auch zur Erhaltung der normalen Beschaffenheit der Drüse nöthig ist. Newton und nach ihm Obolensky [2]) fanden nach Ausschneidung eines Stückes des Hodennerven fettige Degeneration des peripheren Nervenstückes, ferner des Epithels der Kanälchen des Hodens und Nebenhodens mit allmählichem gänzlichen Schwund der Epithelien (trotz Erhaltung der Gefässe) und räumlich compensatorische Bildung fettreichen Bindegewebes. Entsprechend beobachteten Bidder [3]) und Heidenhain [4]) nach Durchschneidung der Nerven der Unterkieferdrüse an der letzteren eine sehr rasche Verkleinerung und Verringerung ihrer Consistenz. [**119**] Bidder erhielt 20 Tage nach der Durchschneidung ein Gewicht der Drüse von 8,7 g auf der Seite der Durchschneidung, bei 15,5 g auf der normalen Seite. [Dieses Beispiel ist hier nicht passend, denn die Atrophie entsteht in Folge der nach einigen Tagen eintretenden anhaltenden paralytischen Secretion, somit durch Erschöpfung.] Luchsinger [5]) fand, dass 6 Tage nach der Durchschneidung des Nervus ischiadicus Pilocarpin, welches sonst auch direct auf die Schweissdrüsenzellen wirkt, keine schweisstreibende Wirkung mehr zu erzielen vermag, wohl in Folge einer nach der Durchschneidung eingetretenen Entartung der Drüsenzellen. [Diese Angabe wurde jedoch von ihrem Autor widerrufen.] Dass diese Folgen der Nervendurchschneidung bei Muskeln und Drüsen nicht wohl auf Alteration der Blutzufuhr zurückzuführen sind, wird weiter unten dargelegt werden.

Werden Empfindungsnerven durchschnitten, so atrophirt nach den Urtheilen der Untersucher in gleicher Weise wie nach Durch-

---

1) Luchsinger, Pflüger's Archiv f. Physiologie. Bd. 14.
2) Obolensky, Centralblatt f. d. med. Wiss. 1867. S. 497.
3) Bidder, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1867. S. 25.
4) Heidenhain, Stud. a. d physiol. Inst. zu Breslau. IV. 1868. S. 77.
5) Luchsinger, l. c. Bd. 15. S. 484.

Digitized by Google

schneidung von Bewegungsnerven zunächst und vorwiegend das periphere, vom Centrum abgetrennte Stück desselben und zwar in sehr kurzer Zeit, während das centrale Stück längere Zeit und bei den Empfindungsnerven die Endorgane, die Sinnesorgane, dauernd intact bleiben. Dieses letztere Verhalten ist für den Sehnerven wiederholt, zuletzt von KRAUSE festgestellt worden; für die Tastkörperchen von LANGERHANS, mit welchem indessen MEISSNER und KRAUSE nicht übereinstimmen, indem sie angeben, in diesen Organen nach Nervendurchschneidung Atrophie gefunden zu haben[1]). Und ebenso sah COLASANTI[2]) Degeneration der Riechzellen nach Durchschneidung des Riechnerven eintreten. Indessen die Beobachtungen dieser Verhältnisse sind sehr schwierig und die Folgen eines solchen Eingriffes sind vielleicht complicirter als wir uns gegenwärtig vorzustellen vermögen; deshalb müssen wir das Urtheil noch aufsparen. Jedenfalls aber würde die Erhaltung der Sinnes- [**120**] organe nach Durchschneidung ihrer Nerven für die von uns vertretene Ansicht sprechen, dass die specifischen Reize zugleich die Erhalter der Lebensfähigkeit seien, da diese Reize hier nach wie vor einwirken. Die experimentelle Abhaltung der Sinnesreize erscheint für die meisten Sinne nicht möglich. Nur am Auge liesse sich die Abhaltung des Lichtes durch Zunähen der Augenlider und Herüberziehen und Zusammennähen der Haut von den Nachbartheilen und im Dunkeln Erhalten des Thieres bewerkstelligen, um zu sehen, ob die Netzhaut danach atrophirt. Dieses Experiment ist noch nicht gemacht; aber vielleicht ist das grosse Experiment der Natur, dass bei Thieren, welche in dunklen Höhlen leben, die Augen entartet oder ganz geschwunden sind, in gleicher Weise zu deuten. [Auch deuten pathologische Vorkommnisse, wie vorübergehende Blindheit bei Lidkrampf auf die Erhaltung der Lichtempfänglichkeit der Netzhaut durch die Einwirkung des Lichtes hin[3]).]

---

1) S. HERMANN, Handbuch d. Physiologie. Bd. II. Abth. 1. S. 127.

2) Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1875 u. 1878.

3) UHTHOFF. Ein Beitrag zur vorübergehenden Amaurose nach Blepharospasmus bei kleinen Kindern. Verh. d. Ges. z. Förd. d. Naturwiss. zu Marburg v. 9. Dec. 1891.

Digitized by Google

Die Atrophie des peripheren Nervenstückes nach Durchschneidung findet nach WALLER[1]) sehr rasch statt und ist sehr vollkommen, indem innerhalb weniger Tage der Axencylinder und das Nervenmark schwindet; während, wie erwähnt, der centrale Stumpf in der Form ntact bleibt. Versuche von VULPIAN, SCHIFF[2]) und Anderen mit doppelter Durchschneidung eines Nerven ergaben, dass wiederum blos das noch mit dem Centralorgan in Verbindung stehende Stück erhalten blieb, dass also die Entartung und der Schwund als Folgen der Lostrennung von demselben angesehen werden muss.

Weitere Versuche von WALLER mit Durchschneidung der hinteren, sensiblen, Rückenmarkswurzel zeigten, dass danach der ganze periphere Nerv erhalten blieb, während jetzt der centrale Stumpf entartete; daraus ist zu schliessen, dass die erhaltende Kraft für die Empfindungsnerven nicht von den Ganglienzellen [**121**] des Rückenmarks, sondern von denen des Zwischenwirbelganglion ausgeht. Diese Experimente beweisen mit Sicherheit den erhaltenden Einfluss, welcher von den Ganglienzellen aus auf den Nerven ausgeübt wird.

Für die Bewegungsnerven, welche in den Zwischenwirbelganglien keine Verbindung mit Ganglienzellen eingehen, muss dagegen nach den Befunden und nach Analogie mit den Empfindungsnerven die erhaltende Kraft von den grossen Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks ausgehen, da diese Ganglienzellen die einzigen sind, welche mit den Nerven direct in Verbindung stehen. Diese Auffassung wird weiterhin bestätigt durch im Folgenden anzuführende pathologische Vorkommnisse, in welchen Zerstörung dieser Ganglienzellen eingetreten ist. Die centralen Nervenstümpfe erhalten sich nach der Durchschneidung Jahre lang intact, abgesehen davon, dass nach ENGELMANN auch am centralen Stumpf der Inhalt der Faser immer gleich bis zur nächsten RANVIER'schen Einschnürung zur Gerinnung kommt und abstirbt. Diese Erhaltung soll nach KÜHNE hier

---

[1]) WALLER, Philos. transact. 1850. II. S. 423. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1852. S. 392. Nouvelle méthode analytique pour l'investigation du système nerveux. Bonn. 1852.

[2]) SCHIFF, Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiologie. 1858. S. 122.

Digitized by Google

und auch unter normalen Verhältnissen durch directe Ernährung des Nerven von der Ganglienzelle aus stattfinden. Aber es ist meiner Meinung nach absolut unmöglich, dass ein meterlanges Fädchen von microscopischer Feinheit, welches oft stark beschäftigt wird, von einem Ende aus ernährt wird, noch dazu, da dieses Fädchen selbst wieder aus Hunderten von Einzelfäden, den Primitivfibrillen des Axencylinders, besteht, wodurch ein fast unüberwindlicher Widerstand für Fortbewegung materieller Theile auf grössere Strecken hin entsteht.

Ich halte daher die Annahme der anderen Autoren, dass die Nervenernährung unter dem Eindringen der Nahrung von den Ranvier-schen Einschnürungen aus stattfinde, für wahrscheinlicher und nehme an, dass von den Ganglienzellen blos ein erhaltender Lebensreiz ausgeht.

Es ist noch zu erwähnen, dass an den Nervenenden in [**122**] Amputationsstümpfen nicht selten Nervenanschwellungen, Neurome vorkommen; diese werden wir nach dem Gesagten als durch Stauung des von den Ganglienzellen ausgehenden Lebensreizes, welcher eine vergrösserte Ernährung zur Folge haben wird, entstanden annehmen können; und vielleicht ist auch directen Erregungen durch mechanische Insulte, von welchen sie von der Amputationsfläche her getroffen werden, ein grösserer oder geringerer Antheil daran zuzuschreiben.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass die Erhaltung der centralen Stümpfe sensibler Nerven trotz der scheinbaren Intactheit keine vollkommene ist, denn sie verlieren allmählich ihre Erregbarkeit; somit reicht der von den Ganglienzellen ausgehende Reiz allein doch nicht zur Erhaltung aus, sondern es scheint, dass auch dem specifischen functionellen Reiz zugleich noch eine erhaltende Wirkung zukommt.

Auch lässt sich für die centralen motorischen Nervenstümpfe annehmen, dass sie immer noch schwache functionelle, irradiirende Reize zugeführt erhalten, denn in dem Netzwerk der Rückenmarksganglienzellen irradiiren Reize sehr leicht. Dies erkennt man oft beim Erlernen schwer auszuführender Bewegungen; sehr gewöhnlich bewegt man dabei Muskeln mit, welche zur beabsichtigten Bewegung gar nichts beitragen können. Wie hierbei die Reize in falsche Bahnen sich ver-

Digitized by Google

breiten, so werden wohl auch bei Innervation benachbarter Ganglienzellen schwache Reize gelegentlich in die peripher unterbrochenen Bahnen eindringen. Dies geschieht vielleicht häufiger und allgemeiner, als wir gegenwärtig vermuthen, da wir blos auf Impulse achten, welche stark genug sind, um Contractionen auszulösen; denn es wird vielleicht die folgende Aeusserung HERMANN's Bestätigung finden. Er sagt[1]): „Möglicherweise besitzt der Muskel Erregungsgrade, welche sich in chemischen oder galvanischen, [**123**] aber noch nicht in Contractionsvorgängen äussern; und beim Nerven ist es sogar wahrscheinlich, dass er Erregungsvorgänge besitzt, die zur Hervorrufung einer Muskelcontraction nicht ausreichen."

Es ist noch von Durchschneidungsversuchen zu erwähnen, dass nach MAGENDIE[2]) in Folge der Durchschneidung des Sehnerven nicht blos das periphere, sondern auch das centrale Stück degenerirt; dazu bemerkt HERMANN, dass vielleicht der Umstand, dass dieser Nerv keine RANVIER'schen Einschnürungen habe, die Ursache sein könne.

Heilen durchschnittene Nerven wieder zusammen, was stets durch Sprossung von dem centralen Stumpfe aus stattfindet, so wird dann auch der inzwischen in fettiger Entartung begriffene periphere Stumpf rasch wieder normal, indem die Fettkörnchen verschwinden und er wieder normal erregbar und leitungsfähig wird. Durch den gewohnten Reiz werden also wohl die specifischen Processe gekräftigt, so dass sie sich wieder stärker insubstantiiren und die anderen Vorgänge zum Schwunde gebracht werden. [Nach neueren Beobachtungen wird der periphere Theil des Nerven nicht wieder belebt, sondern vom Centrum sprosst ein neuer Trieb bis zur Peripherie, den früheren Nerv nur als Leitrohr benutzend.]

Ausser diesen wichtigen experimentellen Thatsachen seien noch einige von den zahlreichen bezüglichen pathologischen Vorkommnissen angeführt, welche gleichfalls die Folgen der Abhaltung des functionellen Reizes vor Augen führen.

Die sogenannte spinale Kinderlähmung, eine Krankheit des Nervensystems, welche hauptsächlich in der Zerstörung der

[1]) l. c. S. 113.

[2]) HERMANN, Handbuch d. Physiologie. Bd. II. Abth. I S. 136.

Digitized by Google

motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks besteht, gelegentlich aber auch mit einer Erkrankung der peripheren Nerven beginnt und eine Fernhaltung des functionellen Reizes von den Muskeln zur Folge hat, ist mit hochgradiger Atrophie der den betroffenen Ganglienzellen oder Nerven zugehörigen Muskeln [**124**] verbunden. Es geht daraus hervor, dass selbst für jugendliche, noch wachsende Muskeln der functionelle Reiz zur normalen Entwickelung nöthig ist, dass die Entwickelung nicht rein durch vererbte Eigenschaften dieser Theile stattfindet.

Ferner giebt es eine ganz entsprechende Affection bei Erwachsenen, welche gleichfalls mit atropischen Lähmungen nach Eichhorst[1]) und Leyden[2]) einhergeht; wie denn überhaupt bei Affection des Rückenmarks die zugehörigen Muskeln der Atrophie verfallen.

Wir schliessen wohl mit Recht aus den vorstehend mitgetheilten experimentellen und pathologischen Beobachtungen, in welchen bei Muskeln und Drüsen nach dem Ausfall des functionellen Reizes Entartung und Schwund eintritt, dass der functionelle Reiz in diesen Organen nicht blos den Stoffverbrauch, die Dissimilation bewirkt, sondern auch zur Wiederanbildung, zur Assimilation unerlässlich nöthig ist. Und eine ähnliche, aber für sich allein zur Erhaltung im Stoffwechel nicht ausreichende Wirkung muss dem functionellen Reize auch für die Nerven selber zuerkannt werden. Der grössere Antheil an der Erhaltung muss hier aber, wie wir sahen, einem von den Ganglienzellen ausgehenden Reize zukommen.[3])

---

[1]) Eichhorst, Virchow's Archiv. Bd. 69. 1876. S. 265.

[2]) Leyden, Beiträge zur acuten und chronischen Myelitis. Frerichs und Leyden, Zeitschr. f. klin. Medicin. Bd. I. S. 404.

[3]) Nach Carl Weigert (Artikel „Ueber Entzündung". Realencyclopädie der gesammten Heilkunde. Wien, Schwarzenberg. 1880) hat jeder Reiz eine schädigende Wirkung, durch welche normale Theile und damit Hemmnisse zerstört werden, welche die Gewebe hinderten, den ihnen innewohnenden formativen Trieb zum Wachsthum, zur Regeneration zu bethätigen. Die interstitiellen Entzündungen bestehen darin, dass nach Wegfall specifischer Zellen der Organe das interstitielle Gewebe ins Wachsen kommt und nun mehr bildet, als zur Ausfüllung des Raumes nöthig ist, also die specifischen Theile erdrückt. Der Reiz als solcher kommt daher nicht in Betracht, sondern nur der durch ihn bewirkte Defect.

Diese Auffassung ist auf pathologische Beobachtungen an höheren Wirbelthieren gegründet, bei denen die Regeneration zerstörter specifischer Theile

Digitized by Google

Eine derartige Wirkung der Reize ist, wie oben erwähnt, bereits von Hering in neuerer Zeit angenommen und zur Erklärung der Erscheinungen beim Sehen und bei der Wärmeempfindung verwendet worden; nur lässt er in diesen Organen die Assimilation und die Dissimilation jede durch besondere Reize angeregt werden.

Ausserdem aber sind trophische, die Ernährung der Theile fördernde Wirkungen von Reizen, welche zur normalen Er- [125] nährung nöthig sein sollen, schon länger von den Physiologen angenommen worden. Man denkt sich, dass diese Reize den Theilen durch besondere trophische Nerven zugeleitet werden; und manche Autoren sind geneigt, ihnen ein ausgebreitetes Vorkommen und entsprechend hohe Wichtigkeit zuzuschreiben. Indessen, so sehr mir die trophische Wirkung der Reize richtig zu sein scheint, ebenso sehr muss ich gegen das gesonderte Vorkommen solcher Reize und ihrer Leitungsbahnen Einsprache erheben. Ich schliesse mich darin ganz Sigm. Mayer an, welcher diese Frage in neuester Zeit ausführlich erörtert hat [1]).

Zuerst wurde auf trophische Nerven geschlossen aus den Folgen der Durchschneidung des Trigeminus (des Empfindungsnerven des Gesichts). Es traten danach sehr regelmässig Entzündungen des Auges und Geschwüre in der Mundhöhle auf, welche man auf eine Störung der Ernährungsfähigkeit der Theile bezog. Es ist indessen durch die Untersuchungen vieler Forscher, z. B. von Rollett [2]), und in letzterer Zeit von Senftleben [3]) und Feuer [4]) sicher gestellt worden, dass diese Entzündungen eine Folge des Verlustes der Sensibilität und somit des Ausbleibens der Entfernung von Schädlichkeiten durch schützende Reflexbewegungen sind [5]).

---

bekanntlich sehr gering ist. Sie ist schon nicht übertragbar auf niedere Wirbelthiere mit den normalen Zustand wieder herstellender Regeneration. Noch weniger scheint sie aber übertragbar auf die Verhältnisse, welche uns hier angehen, auf die Ausbildung und Erhaltung der normalen Gestaltung und auf die functionelle Anpassung; was für einen Defect setzt z. B. die sensible Ganglienzelle der Spinalganglien, um die Erhaltung der sensiblen Nervenfaser zu besorgen?]

1) Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. II. Thl. 1.

2) Wiener Sitzungsberichte. Bd. 51. S. 513.

3) Senftleben, Virchow's Archiv. Bd. 65. S. 69; Bd. 72. S. 278.

4) Feuer, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 74. S. 63.

[5) Dies scheint indess doch nicht der einzige Factor zu sein denn diese neuro-

Digitized by Google

Ausser diesen entzündlichen Veränderungen zeigen sich aber noch andere trophische Störungen nach Durchschneidung der Nerven. SCHIFF[1]) fand die Knochen eines Beines dünner, dessen Nerven (N. ischiadicus und cruralis) durchschnitten waren, und die Knochenhaut verdickt. Aehnliches fanden VULPIAN[2]) und KASSO- [126] WITZ[3]). Die Verdünnung der compacten Knochen lässt sich wohl eher nach dem Obigen auf mangelnden functionellen Reiz in Folge der Lähmung der Muskeln und dadurch bedingte Inactivitätsatrophie oder nach NASSE auf Verengerung der Blutgefässe[4]) zurückführen, als auf Wirkung besonderer trophischer Nerven, für welche wir anatomisch kein Verständniss haben könnten und physiologisch nicht wüssten, wo dieser gestaltende Reiz producirt werden soll und wie er die richtigen Gestaltungen hervorzubringen vermöchte. Die Selbstgestaltung durch die Wirkung des functionellen Reizes erscheint dagegen das Einfachste und Selbstverständlichste. Die Verdickung der Knochenhaut mit unregelmässiger Knochenbildung lässt sich wohl eher auf die nach Nervendurchschneidung eintretende Erweiterung der Blutgefässe zurückführen; denn es ist Veranlassung dazu vorhanden, den Knochen und den Bindesubstanzen die Fähigkeit zuzuschreiben, bei vermehrter Blutzufuhr mehr zu wachsen.

Für unsere Ansicht spricht gewiss auch das Resultat von JOSEPH[5])

---

paralytischen Entzündungen können nach HIRSCHBERG*) Jahre lang ausbleiben, trotz der Unempfindlichkeit der Hornhaut, aber nachher tritt sie noch acut oder chronisch auf; während manchmal schon wenige Stunden nach der Verletzung die Hornhaut ganz trüb und undurchsichtig ist. Es ist hier ferner des Herpes Zoster frontalis bei anatomischen Veränderungen des Ganglion Gasseri und der Trigeminuszweige, sowie der neuerdings von J. GAULE**) entdeckten äusserst acuten trophischen Störungen in Muskeln und Sehnen zu gedenken, die er bei Reizung des Ganglion cervicale inferius des Nervus sympathicus erhielt, um von der neueren reichen Literatur über diesen Gegenstand nur Einiges zu erwähnen.]

1) SCHIFF, Compt. rend. 1854. S. 1050.

2) VULPIAN, Leçons sur l'appareil vasomot. T. II. S. 352. Paris 1875.

3) KASSOWITZ, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878. S. 790.

4) PFLÜGER's Archiv d. ges. Physiologie. 1880.

5) JOSEPH, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1871. S. 721, u. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1872. S. 206.

*) Arch. f. Psychiatrie von WESTPHAL. Bd. 11. 1881. S. 810.

**) Die trophischen Functionen des Nervensystems. Vortrag geh. auf dem internat. med. Congress zu Rom. Deutsche med. Wochenschr. Berlin 1894. No. 24.

Digitized by Google

und L. H. Schulz[1]), welche Fröschen nach Durchschneidung der Nerven eines Hinterbeines beide Hinterbeine zur vollkommenen Ruhestellung eingypsten und danach in der That an beiden Beinen die gleichen Veränderungen vorfanden. Ebenso erklärt sich auch das Resultat von Schiff, dass nach Durchschneidung des Plexus ischiadicus (des Beinnervengeflechtes) bei einem Frosche, welchen er sechs Monate lang täglich galvanisirte, die Verdünnung der Beinknochen ausblieb; denn dadurch wurden die Muskeln täglich zur Contraction gebracht und so vor Atrophie bewahrt und damit zugleich auch die Knochen unter fast normalen functionellen Bedingungen, unter [**127**] der Wirkung des Muskelzuges erhalten. [Letzteres ist bei der seitlichen Beinstellung dieses Thieres wichtiger als der Druck der Rumpflast, da letztere erst durch Muskelwirkung auf die Beine übertragen wird.] Auch ist es verständlich, dass derselbe Forscher nach Durchschneidung der Nerven einer hinteren Extremität einer trächtigen Hündin nach der Säugungsperiode Osteomalacie (Knochenerweichung) neben Verdünnung blos auf der Seite der Nervendurchschneidung fand. Denn wenn die normale Bildung der Knochensubstanz an die Einwirkung des functionellen Reizes auf die knochenbildenden Zellen gebunden ist, so musste bei Kalkmangel das gelähmte Bein zuerst betroffen werden.

Ferner nöthigt die nach Durchschneidung der Drüsennerven vorkommende, bereits erwähnte Atrophie der Unterkieferdrüse und des Hodens in keiner Weise zur Annahme besonderer trophischer Nerven, durch welche besondere, die Ernährung fördernde Reize zugeleitet werden; denn es ist gewiss das Einfachere, anzunehmen, dass der functionelle Reiz zugleich eine die Assimilation stärkende, also trophische Wirkung hat.

Ganz das Gleiche gilt von den entsprechenden Atrophieen der Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven, oder nach krankhafter Entartung der letzteren oder der zugehörigen Ganglienzellen des Rückenmarkes.

Wie sich die vorstehenden Versuche alle durch Inactivitäts-

[1]) L. Herm. Schulz, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1873. S. 708.

Digitized by Google

atrophie in Folge mangelnden functionellen Reizes erklären lassen, ohne Annahme besonderer trophischer Nerven, ebenso ist es möglich, die Resultate der Durchschneidung des Nervus sympathicus (des Eingeweide- und Gefässnervensystems) rein auf Gefässstörungen zurückzuführen, theils durch entstehende Vergrösserung der Blutzufuhr, welche bei den Stützsubstanzen (Bindegewebe und Knochen) jugendlicher und erwachsener Individuen und auch bei den Arbeitsorganen, besonders den Muskeln und Drüsen noch jugendlicher Personen auch bei nicht verstärkter Function zur verstärkten Ernährung ausreicht, theils durch Atrophie in Folge entstehender Blutarmuth. Die Ursache [**128**] dagegen herauszufinden, warum nach Durchschneidung des Nervus sympathicus bald Verengerung, bald Erweiterung der Blutgefässe und damit bald Atrophie bald Hypertrophie beobachtet worden ist, ist Sache der Physiologie.

Es erhielten dabei Atrophie: Schiff[1]) nach Durchschneidung der Nerven für die Fleischlappen der Kehle eines Truthahnes; Legros[2]) nach Exstirpation des oberen Halsganglion bei einem jungen Hahn Atrophie des Kammes der entsprechenden Seite; und Brown-Séquard[3]) fand nach Durchschneidung des Halssympathicus beim Meerschweinchen das Gehirn dieser Seite deutlich atrophisch geworden; C. Vulpian[4]) konnte dies in Einem Falle bestätigen.

Eine Steigerung des Wachsthums erhielten Bidder, Schiff, Sigm. Mayer und Andere.

Vielleicht auch auf vasomotorische Störung zurückzuführen sind die bei Neuralgieen (Nervenschmerzen) und in anderen pathologischen Fällen beobachteten Störungen der Ernährung. So kommen bei Neuralgieen vor: Veränderungen der Zahl, Farbe, Dicke und Verbreitung der Haare, Verdünnung der Haut, Schwund des Fettpolsters, ferner von Hautausschlägen: Herpes, Urticaria, Pemphigus etc. Die gleichen Störungen treten auch bei Anästhesieen (Gefühllosigkeit) in

---

1) Schiff, Leçons de la physiolog. de la digest. redigées par E. Levier. II. S. 539. 1867.

2) Legros, Des nerfs vasomot. Paris 1873.

3) Brown-Séquard, Compt. rend. de la soc. de biologie. 1872. S. 194.

4) Vulpian l. c. II. S. 397.

Digitized by Google

Folge peripherer Leitungsunterbrechung der Nerven gelegentlich auf. In Folge peripherer Lähmungen zeigt die Haut oft Atrophie, wird papierdünn, glatt und glänzend an den Fingern und Zehen und neigt zu Decubitus und Ulceration (Verschwärung). Mitchell sah dabei Schwund der Haare, Schiefferdecker dagegen vermehrten [**129**] Haarwuchs. Auch kamen dabei Knochenatrophie und Leberaffectionen vor. Aber auch Hypertrophie der Haut, der Nägel und Vermehrung des Haarwuchses sind beobachtet.

Besonders schien für trophische Nerven zu sprechen der bei Verletzungen des Rückenmarkes nicht selten auftretende acute Decubitus (Charcot), der selbst bei möglichstem Schutz vor Druck und bei grösster Reinlichkeit rasch um sich greift. Aber da hier vor allem die Haut und das unterliegende Bindegewebe abstirbt, an welchen nie Jemand hat Nerven zu den Zellen oder Fasern treten sehen, so scheint hier die directe Einwirkung der Nerven, abgesehen von den Gefässnerven, am wenigsten begründet [?]; und es ist wohl richtiger, sich für diese Fälle, sowie auch für die Hemiatrophia facialis progressiva (halbseitigen Gesichtsschwund) nach allen denkbaren anderen Ursachen umzusehen, als gleich ein durch sonst nichts bekundetes neues Nervensystem mit unverständlicher Reizquelle und Reizregulation anzunehmen.

Ferner sind noch zu erwähnen Gelenkerkrankungen bei peripheren Lähmungen und bei Verletzung des Rückenmarkes, bei Tabes dorsualis (Rückenmarkschwindsucht), bei spontaner Rückenmarksentzündung und bei halbseitigen Lähmungen durch Gehirnaffection. Diese alle aber lassen sich bei unseren jetzigen geringen Kenntnissen freilich nur mehr oder minder auf die unausbleiblichen Folgen der Lähmung zurückführen und nöthigen nicht zur Annahme besonderer trophischer Nerven. Doch deuten schon die von Schiff, Brown-Séquard und Ebstein[1]) gefundenen kleinen Blutaustritte in den Lungen, Magen und im Rippenfell nach Verletzung der Sehhügel, der Streifenhügel und des Pons im Gehirn auf eigenthümliche vasomotorische Störungen als Folgen solcher Veränderungen des Centralnervensystemes hin.

[1]) Siehe S. Mayer l. c. S. 208.

Digitized by Google

[**130**] Zusammenfassend glaube ich, dass die citirten Veränderungen der Organe durch Nervenaffection bei den Muskeln und Drüsen durch den Ausfall der functionellen Reize bedingt sind, bei allen anderen, den passiv thätigen Organen (Knochen- und Bindegewebsbildungen) hauptsächlich auf Gefässstörung zurückgeführt werden müssen. Doch ist für die letzteren nicht zu vergessen, dass auch sie, besonders die Knochen, der Inactivitätsatrophie unterliegen.

Dies schliesst indessen nicht aus, dass einzelne Organe doch besondere trophische Reize und durch besondere, dieselben leitende Nerven erhalten; aber dieselben sind dann keine allgemeinen, sondern eben specielle beschränkte Einrichtungen. So nimmt Eichhorst an, dass dem Herzen trophische, zur Erhaltung des Herzmuskels unerlässliche [?] Reize in der Bahn des Nervus vagus zugeleitet werden; und wir waren oben schon genöthigt, von den Ganglienlienzellen der Zwischenwirbelganglien einen unentbehrlichen erhaltenden Einfluss auf die Empfindungsnerven ausgehen zu lassen, wenn er, wie wir sahen, auch allein (ohne den Reiz der specifischen Function) nicht im Stande ist, den Nerven erregungsfähig zu erhalten.

Heidenhain folgerte aus einem eigenthümlichen, weiter unten dargelegten Verhalten der Unterkieferdrüse bei Vergiftungen und Reizung des Nerv. lingualis, dass in der Bahn des letzteren, ausser den gefässerweiternden noch besondere secretorische, von ihm als trophische bezeichnete Nervenfasern enthalten sind. Diese letzteren Fasern, welche den Umsatz der organischen Bestandtheile in den Drüsenzellen anregen, wirken vielleicht nicht blos auf die raschere Abscheidung des Secretes, auf die Dissimilation, da sonst sofort nach Abgabe des Vorrathes der Zellen Erschöpfung eintreten müsste; sondern sie wirken vielleicht indirect oder direct auch auf die Assimilation steigernd und sind dann trophische Nerven ganz in dem Sinne, [**131**] wie er von uns postulirt wird; denn sie wirken functionell und trophisch zugleich; der durch sie zugeleitete Reiz, sei er physiologisch oder künstlich, hat diese doppelte Wirkung. Die Natur dieser Nerven wird für uns dadurch nicht beeinflusst, dass an demselben Organ noch andere Nerven vorkommen, unter deren Einfluss die Wasserabsonderung steht.

Digitized by Google

Ebenso sind als trophische Nerven in unserem Sinne aufzufassen die functionellen Nerven der anderen Drüsen und der Muskeln; während für die Bindesubstanzen der functionelle Reiz ein mechanischer ist und keiner Nervenvermittelung zur Uebertragung auf die Gewebe bedarf. Es giebt jedenfalls auch Drüsen und wahrscheinlich gehört die Niere, vielleicht auch die Leber dazu, welche durch chemische, im Blute befindliche Reize erregt werden und daher keine functionellen oder trophischen Nerven brauchen. Für die Sinneszellen würde der Sinnesreiz als dasselbe leistend anzusehen sein.

Sigm. Mayer ist im Allgemeinen der gleichen Ansicht bezüglich des Werthes der Annahme besonderer trophischer Nerven und erkennt auch schon dem functionellen Reiz für Muskeln und Drüsen einen gewissen trophischen Einfluss zu. Er sagt[1]) bezüglich der Drüsen und Muskeln:

„Die centrale Nervensubstanz (graue Substanz), die periphere Faser und ihre peripheren Endorgane stellen nicht nur eine functionelle Erregungseinheit dar, sondern auch eine Ernährungs- oder nutritive Einheit."

Ferner S. 210: „Unter dieser Annahme ist es erklärlich, warum im Nerven und Muskel Ernährungsstörungen sich ausbilden, wenn der normale Zusammenhang zwischen beiden gelöst wird. Nach einer derartigen Trennung verfällt jeder Theil, um mich so auszudrücken, seinem eigenen Schicksal, während [**132**] die Zwecke des Organismus sein Schicksal eng mit jenem anderer Apparate verknüpft hatten. Mit der Auflösung der Erregungseinheit schwindet auch die nutritive Einheit. Die alsdann sich ausbildenden Processe sind nicht sofort Atrophie, sondern vielmehr Allotrophie. Die Ernährungsprocesse in Nerven, Muskeln und Drüsen, die von ihren Centren getrennt werden, hören nicht auf, sondern werden nur in Bahnen gelenkt, die den Zwecken des Gesammtorganismus nicht mehr unterthan sind, gerade so wie in functioneller Beziehung ein derartiger Muskel nur gelähmt ist für die normalen, den Zwecken des Organismus dienenden

[1]) S. Mayer, Specielle Nervenphysiologie in Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. II. Theil 1. 1879.

Digitized by Google

Bewegungen, im Uebrigen aber sowohl spontan sich bewegt (Lähmungsoscillationen), und auch für die künstlichen Reize (Electricität), wenn auch in veränderter Weise, erregbar bleibt."

S. 211 spricht er dann die Meinung aus, dass er „die centrale Nervensubstanz nicht einseitig, gleichsam als nutritive Vorsehung der peripherischen Gebilde" ansehe, sondern „dass die centrale Nervensubstanz ebenso von den peripheren Organen, mit denen sie eine Erregungseinheit bildet, in ihrer Ernährung mitbeeinflusst wird."

Aber er giebt zu: „dass die peripheren Apparate leichter leiden, wenn die centrale Nervensubstanz alterirt wird, als umgekehrt; und dies erscheint leicht erklärbar, wenn wir bedenken, dass peripherer Nerv, Muskel oder Drüse nur Glieder einer einzigen Erregungseinheit bilden. Sobald diese Einheit zerstört ist, muss auch die normale Ernährung, die auf die Unversehrtheit dieser Einheit angewiesen ist, leiden. Die centrale Substanz ist offenbar, wie aus vielen Beobachtungen hervorgeht, Mitglied verschiedener functioneller und nutritiver Einheiten; wenn so z. B. der Zusammenhang eines motorischen Nerven mit dem Rückenmark getrennt wird, so sehen wir den peripheren Stumpf des Nerven mit sammt dem Muskel der Allotrophie anheimfallen; der centrale Stumpf und das Rückenmark bleiben durch lange Zeit hindurch intact, wohl aus [**133**] keinem anderen Grunde, als weil das Deficit an Ernährungsimpulsen, das in der Rückenmarksubstanz durch Wegfall des Muskels und eines Stückes Nerv gesetzt wird, übercompensirt werden kann durch den innigen Zusammenhang der betreffenden Rückenmarkspartie mit anderen Theilen der nervösen Centralorgan- und der Körperperipherie."

Abgesehen von dem von Mayer hier angenommenen belebenden Einfluss, den die Muskel- und Drüsenzellen rückwärts auf die ihnen zugehörigen Nerven haben sollen und der mir nicht bewiesen zu sein scheint, stimmen wir, wie dargelegt, mit dem citirten Autor überein. [In seiner Auffassung fehlt jedoch das für unsere morphologischen Ableitungen wichtigste, weil gestaltende Moment, dass der functionelle Reiz die trophische Wirkung, sei es direct oder indirect, ausübt, sodass nicht blos bei Durchschneidung des Nerven, sondern auch bei äusserem Unversehrtsein desselben in Folge von

Digitized by Google

Functionsunterlassung Atrophie eintreten muss.] Ich setze daher nach der oben gegebenen Begründung an Stelle des wenig bestimmten, morphologisch nicht in gleicher Weise verwendbaren Begriffes der „Ernährungs- und Erregungseinheit" die präcise Hypothese:

Der functionelle Reiz erregt neben der specifischen Function zugleich auch „direct oder indirect" die Assimilation, welche ohne seine Einwirkung nicht gehörig von statten gehen kann, und wirkt somit zugleich trophisch, die Ernährung hebend.

Beim Ausbleiben dieses Reizes finden nun natürlich andere Stoffwechselvorgänge statt, von denen es indessen unbekannt ist, ob sie von eigenartiger Natur sind und die Herrschaft über die alten normalen Processe gewinnend, dieselben activ im Kampf der Molekel um Raum und Nahrung beeinträchtigen können, oder ob sie blos ein Stehenbleiben des normalen Stoffwechsels auf niederer Stufe darstellen, oder was sonst ihre Natur ist.

Indessen wir beginnen schon Folgerungen abzuleiten, bevor noch die Beweisführung soweit erbracht worden ist, als wir es zur Zeit in dieser Schrift im Stande sind.

Ausser in der Lehre von den trophischen Nerven ist trophische Wirkung von Reizen schon seit alter Zeit angenommen worden in der Lehre von der Entstehung der Geschwülste. Da es sich dabei indessen um abnorme Bildungen und abnorme Reize handelt, gehört ihre Besprechung eigentlich nicht hierher. Wir wollen aber doch nicht unterlassen, einen flüch- [**134**] tigen Blick auf ihre Entstehungsursache zu werfen, um eventuell eine nützliche Analogie zur trophischen Wirkung der uns angehenden functionellen Reize zu erhalten. Danach erst soll dann zum letzten, apagogischen Theil der Beweisführung übergegangen werden.

Seit alten Zeiten haben Chirurgen und Aerzte angenommen, und es ist gegenwärtig noch eine sehr verbreitete Meinung, dass Geschwülste durch einmalige oder leichter durch Jahre lang wiederholte Einwirkung von Reizen entstehen und dann auch nach dem Aufhören des Reizes von selber fort und fort unbegrenzt weiter wachsen könnten, bis sie den Organismus zerstört haben, so dass also ein mechanischer

Digitized by Google

oder sonstiger Reiz eine ganz bedeutende trophische Wirkung äussern könne.

Cohnheim[1]) hat neuerdings, gegen diese Auffassung vorgehend, mit Recht zunächst hervorgehoben, dass, wenn der Reiz blos auf die Blutgefässe wirkt, vermehrte Blutzufuhr zum betroffenen Theil veranlasst, die Folge blos eine Hypertrophie, eine einfache Vergrösserung resp. Vermehrung der Theile, aber kein unbegrenztes Wachsthum sein kann. Wir schliessen uns dieser Ansicht an; denn zu letzterem gehört nicht blos eine Erweiterung der Blutgefässe, wie sie der Reiz wohl hervorbringen kann, sondern ein stetig fortschreitendes Wachsthum und Vermehrung derselben; und es ist nicht einzusehen, warum dieser Process, wenn er auch, was wir aber gar nicht wissen, durch Reize hervorgerufen werden könnte, nach dem Aufhören des Reizes noch ohne Aufhören weiter fortgehen sollte. [Es müssten also die Zellen durch die Reizwirkung wieder embryonale Eigenschaften erlangen, und so die Fähigkeit gewinnen, danach auch ohne weitere Reizwirkung, blos in Folge der durch den Reiz bewirkten „Auslösung" immanenter Wachsthumskräfte noch lange andauernd fort zu wachsen; sei es, dass diese Eigenschaft erst durch den Reiz gebildet werde oder, wohl eher vorstellbar, dass embryonale inactive Bestandtheile activirt werden. Doch fehlt es für diese Annahme an genügenden Analogieen, wenn schon einige Pathologen-Schulen zu solcher Annahme neigen.] Das Gleiche gilt, wenn nicht die Blutgefässe, sondern die Zellen des Parenchyms direct durch den Reiz angeregt würden; auch hier wird es unverständlich bleiben, warum eine progressive, die Ursache überdauernde Wirkung stattfinden, wie die Uebercom-[135]pensation in der Assimilation, welche durch einen Reiz veranlasst worden ist, nach dem Aufhören des Reizes dauernd fortbestehen kann. Da Derartiges nie durch Beobachtung sicher hat festgestellt werden können und die Procentzahl derjenigen Geschwülste, für welche Reize als Ursache vermuthungsweise angegeben worden sind, blos 14% beträgt, so können wir mit Cohnheim der ganzen Lehre keine Berechtigung zuerkennen. Vielmehr stimmen wir mit

[1]) Cohnheim, Allgemeine Pathologie. Bd. I. 1877.

Digitized by Google

letzterem Autor[1]) überein, wenn er die früher von Virchow und Lücke für Specialfälle ausgesprochene Idee zu dem allgemeinen Princip erweitert hat, dass alle diese durch unbegrenztes Wachsthum charakterisirten Geschwülste als überschüssige Reste embryonalen Gewebes anzusehen sind, welche erst später ihre bewahrte embryonale Eigenthümlichkeit fortschreitenden Wachsthums zur Geltung bringen, sobald die umgebenden Gewebe geschwächt genug sind, um ihnen nicht mehr genügend Widerstand zu leisten zu vermögen[2]).

Damit können also diese Geschwülste keine unzweifelhafte Analogiestütze für unsere Auffassung der trophischen Wirkung von Reizen abgeben.

---

1) Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. S. 635 u. 644. 1877.

[2]) Es ist mir gelungen, s. Nr. 22, S. 269 in Froschembryonen an verschiedenen Stellen einzelne in der Entwickelung zurückgebliebene Zellen aufzufinden, welche noch die Charaktere der Furchungszellen besitzen, d. h. gross, rund, mit Dotterkörnern erfüllt, und mit centralem, den kleinen chromatinarmen Kern umgebenden Pigment versehen sind. Diese nicht differenzirten Gebilde liegen, wie Fremdkörper unter den kleinen, epithelial einander abgeplatteten, weder Dotterkörner noch centrales Pigment, aber einen grossen, intensiv gefärbten Kern enthaltenden Zellen des Embryo; sie entsprechen somit der Annahme Cohnheims und zwar wohl in evidenterer Weise, als er selbst erwarten mochte. Doch wissen wir natürlich nicht, ob sie bei weiterer Entwickelung der Embryonen erhalten geblieben wären und ob sie die Fähigkeit hatten, sich eventuell zu Geschwülsten zu entwickeln. Nehmen wir jedoch dieses und dass bei Menschen dasselbe vorkommt, an, so ist es vorstellbar, da ich in einem einzigen Froschembryo 12 solche Zellen in den, den verschiedenen Keimblättern entstammten Schichten auffand, dass bei den relativ seltenen Individuen, an welchen nach einmaliger Gewalteinwirkung oder nach chronischer Reizwirkung, an der betreffenden Stelle Geschwülste entstehen, zufällig eine oder einige solche zurückgebliebenen embryonalen Zellen gelagert waren und durch den auf sie ausgeübten Reiz oder durch die Schwächung ihrer Umgebung zum Thätigwerden veranlasst worden waren. Da ich ausserdem gefunden habe, dass solche Zellen, also die ihnen zu Grunde liegenden Entwickelungsstörungen, bei Verzögerung der Laichperiode resp. der künstlichen Befruchtung des Frosches besonders häufig vorkommen, so könnte man vermuthen, dass auch in Menschen, die aus erst spät nach der Eireifung befruchteten Eiern entstanden sind, solche Zellen sich finden. Auch nach künstlich durch Operation des gefurchten Froscheies mit der Nadel hervorgebrachten Störungen entstehen viele solche zurückbleibenden Zellen und zwar auch wieder in besonders reichlicher Anzahl bei verzögerter Befruchtung, weil durch diese Verzögerung die Eier leiden und ausser der Störung der normalen Entwickelung auch besonders die Selbstregulationsmechanismen sehr geschwächt werden. Diese ganze Sachlage ist wohl der Aufmerksamkeit der Pathologen zur Prüfung zu empfehlen.]

Digitized by Google

Anders ist dies mit einer anderen, besonderen Gruppe von Geschwülsten, den Infectionsgeschwülsten oder den Granulationsgeschwülsten Virchow's, zu denen die Syphilis-, Aussatz-(Lepra-), Rotz-, Tuberculose-, Typhus- und Lupusneubildung gehören. Hier können wir der Ansicht Cohnheim's, dass diese Geschwülste, welche nach einer nachweisbar stattgehabten Vergiftung des Körpers mit einem specifischen Krankheitsgifte an verschiedenen Stellen des Körpers zunächst als kleine Knötchen aus lauter dicht bei einander gelagerten Rundzellen im Bindegewebe auftreten, blos durch locale Erweiterung der Blutgefässe bedingt seien[1]), nicht beipflichten, da wir uns [136] eine Wirkung umschriebener Erweiterung der Blutgefässe nicht der Art vorstellen können, dass sich an einer Stelle so viel Zellen entwickeln, dass sie sich drängend sogar ihre Ernährungsgefässe allmählich selber zusammendrücken, wie dies beim Typhus und bei der Tuberculose geschieht, in Folge dessen diese Neubildungen selber absterben müssen; und da wir, fernerhin entgegen Cohnheim annehmen, dass wohl chemische und mechanische Reize im Stande sind, eine Vermehrung der Zellen der Bindesubstanzen hervorzurufen, in der Weise, wie dies bei Pflanzen durch den Stich oder das Gift der Gallwespe oder durch die Ansiedelung von Blattläusen geschieht, so glauben wir, dass hier das specifische Gift als Vermehrungsreiz gewirkt hat. Die besondere Localisation und die Knötchenform der Geschwulst ist dabei eben nicht schwerer verständlich, als wenn man capillare Hyperämieen als Ursache annimmt; denn im letzteren Falle ist nicht einzusehen, warum bei der chemischen Natur mehrerer dieser Gifte blos capillare, umschriebene und nicht ausgedehntere Hyperämieen entstehen. Die Fortsetzung des Vorganges bis zur Compression der Blutcapillaren bleibt in beiden Fällen verständlich; denn auch bei Vermehrung der Zellen in loco kann das Wachsthum so lange dauern, als die Capillare noch ein Minimum offen ist und also noch Nahrung abzugeben vermag, wenn nur die Theile selbst genügend zur Nahrungsaufnahme angeregt sind. Diese Geschwülste haben auch nicht den Charakter des unbegrenzten Wachsthums; und ihre weitere Bil-

[1]) l. c. S. 619.

Digitized by Google

dung, sowie die weitere Fortdauer des Gebildeten scheint nach der Tilgung oder Entfernung des ursächlichen Giftes aufgehoben zu werden. Somit scheint es uns das [**137**] Wahrscheinlichste zu sein, dass sie in gleicher Weise durch die zur Vermehrung anregende Wirkung des specifischen Giftes entstehen, wie uns dieses vom Kropfe sicher bekannt ist. Dieser entsteht, wenn die disponirten Individuen in die Kropfgegend kommen, und das weitere Wachsthum hört auf, ja die gebildete Geschwulst selber schwindet manchmal nach dem Verlassen derselben wieder.

So würden wir denn in den sogenannten Infectionsgeschwülsten Beispiele trophischer Wirkung von Reizen zu erkennen haben; und zwar sind es wahrscheinlich chemische, nicht physikalische Reize, was nicht ausschliesst, dass dieselben in einigen dieser Krankheiten, wie nicht ohne eine gewisse Berechtigung vermuthet wird, von Microorganismen producirt werden [1]).

B. Unzureichende gestaltende Wirkung der „functionellen Hyperämie"

Danach gehen wir nun zum letzten Theil unserer Beweisführung der trophischen Wirkung der functionellen Reize, zum apagogischen Beweise über, d. h. zum Ausschluss der von der Mehrzahl der Autoren bisher als Ursache der functionellen Anpassung betrachteten Wirkung der „functionellen Hyperämie", resp. der beim Ausbleiben der Functionirung entstehenden Anämie. Wir werden zeigen, dass diese Alterationen der Blutzufuhr nicht die Erscheinungen der functionellen Anpassung zu erklären und daher die Nothwendigkeit der Annahme des Principes von der trophischen Reizwirkung nicht zu beseitigen vermögen.

Man hat behauptet oder stillschweigend angenommen, dass eine Vergrösserung der Blutzufuhr während der Function und kurze Zeit nach derselben die Ursache der Vergrösserung des Organes

[1]) Dasselbe Thema der trophischen oder formativen Reize wurde neuerdings, soweit pflanzliche Organismen (auch Bacterien) als Erreger in Betracht kommen, mit gleichem positiven Ergebniss von Th. Billroth behandelt. (Ueber die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Thierzellen auf einander. Wien 1890. 48 Seiten.)]

Digitized by Google

sei, welche bei dauernder Verstärkung der Function sich ausbildet. [J. VOGEL sagt schon im Jahre 1844, also erheblich vor HERBERT SPENCER (s. S. 141), in dem Articel „Hypertrophie" in WAGNER's Handwörterbuch derPhysiologie (Bd. II, S. 188): „Es ist längst anerkannt, dass eine fortgesetzte Congestion das wesentliche Causalmoment der Hypertrophien bildet." Ueber die Ursache der Activitätshypertrophie äussert er sich (S. 189): „Der Hergang dabei ist wahrscheinlich der, dass die erhöhte Thätigkeit der Muskelfasern durch Reflexion eine Erweiterung der Capillargefässe, überhaupt Congestion bedingt, woraus dann vermehrte Absonderung und vermehrte Ernährung resultirt."] Dass zur vermehrten Nahrungsaufnahme der Organe vermehrte Zufuhr von Nahrungsmaterial nöthig ist, erscheint selbstverständlich; und da für die thätigsten Organe, die Muskeln, eine die Function begleitende Vergrösserung der Blutzufuhr, also eine „functionelle Hyperämie", von LUDWIG und SCZEL- [**138**] KOW wirklich nachgewiesen worden ist, so lag es nahe, dass unter der Evidenz dieses Zusammenhanges man die nothwendige Vorbedingung der verstärkten Aufnahme mit der Causa efficiens identificirte und behauptete, die Hyperämie sei die Ursache der vergrösserten Nahrungsaufnahme, der Vergrösserung des Organes, also der Hypertrophie. [L. HERMANN sagt von der Volumenzunahme stark gebrauchter Muskeln[1]): „Eine ausreichende Erklärung fehlt; am nächsten liegt die Annahme, dass die mit den Contractionen verbundene periodische Hyperämie, sowie die mechanische Einwirkung der Dehnungen die Mittelglieder bilden."

Dieser Ableitung vermögen wir, wie im Folgenden dargelegt werden soll, nicht zuzustimmen[2]).]

[1]) L. HERMANN's Handb. d. Physiologie. Bd. I, Theil 1, S. 136. 1879.]

[2]) HERBERT SPENCER, für welchen Herr G. J. ROMANES, wie oben (S. 141) mitgetheilt wurde, die Priorität meiner Ableitungen in Anspruch nahm, leitet jedoch gleichfalls die functionellen Anpassungen von der functionellen Hyperämie ab. Indem ich auf den folgenden 25 Seiten darthue, dass diese Ableitung unrichtig ist, und danach auf Grund zweier anderer Principien eine neue, allen Thatsachen gerecht werdende Theorie entwickele, glaube ich genügend Eigenes geboten zu haben, dass Herr ROMANES Veranlassung gehabt hätte, dies in seinem Referate seinen Lesern mitzutheilen, statt sie durch Verschweigung dieses Umstandes zu dem Urtheil zu führen, dass meine Schrift blos eine detaillirte Ausarbeitung einiger Ideen SPENCER's wäre.]

Digitized by Google

Einmal können principiell schon die nothwendige Vorbedingung und die Ursache eines Processes sehr verschieden von einander sein; zweitens ist Verstärkung der Blutzufuhr während oder nach der Function nicht für alle Organe nachgewiesen; schliesslich aber ist sowohl principiell als auch thatsächlich vermehrte Blutzufuhr zur vermehrten Thätigkeit nicht absolut, sondern blos in den Fällen nöthig, dass für gewöhnlich kein Ueberschuss von Ernährungsgelegenheit vorhanden ist, sondern dass die den einzelnen Organen normaler Weise durch die Blutgefässe dargebotene Nahrung immer vollkommen ausgenutzt wird. Das Bestehen eines Ueberschusses von Ernährungsgelegenheit ist nur dann möglich, wenn die Ernährung nicht blos von der Zufuhr des Nahrungsmaterials abhängt, sondern noch von anderen Factoren; und umgekehrt ist vermehrte Nahrungszufuhr zur vermehrten Ernährung blos dann absolut nöthig, wenn die Blutzufuhr zugleich die Ursache der Ernährung ist. Dann wird immer so viel aufgenommen, als vorhanden ist, aber dieser Fall ist es eben, der erst bewiesen werden müsste. Es wird also bei dem gewöhnlichen Schlusse, dass zur vermehrten Ernährung vermehrte Blutzufuhr durchaus nöthig ist, das schon als constatirt vorausgesetzt, was erst bewiesen werden soll, nämlich, dass die nöthige Vorbedingung auch zugleich Causa efficiens ist. Ist dies nicht der Fall, so kann ein Nahrungsüberschuss vorhanden sein, ohne Ausnutzung desselben; und blos in dem Einen Specialfalle, dass normal immer das Minimum von Nahrung zugeführt würde, so dass immer die [**139**] grösstmögliche Ausnutzung der Ernährungsgelegenheit auch beim Erfolgen der Ernährung aus anderen Ursachen stattfände, fiele die Wirkung dieser verschiedenen ursächlichen Verhältnisse zusammen. Aber die Erfahrung belehrt uns, dass wir für gewöhnlich einen Ueberschuss an Blut besitzen, sodass wir beträchtliche Blutverluste zu ertragen vermögen; somit wird wohl auch den Organen normaler Weise ein Ueberschuss von Blut zugeführt.

Gehen wir nun nach dieser Erörterung des Principiellen zu dem thatsächlichen Verhalten über.

Daraus, dass für die Stützgewebe: für Knochen-, Knorpel- und Bindegewebe, eine functionelle Vergrösserung der Nahrungszufuhr nicht nachgewiesen ist, folgt noch nicht, dass sie nicht stattfindet

Digitized by Google

Wir müssen daher diese Frage unentschieden lassen und können daraufhin der Annahme, dass verstärkte Thätigkeit immer mit Verstärkung der Blutzufuhr verbunden sei, nicht direct entgegentreten.

Es ist nun bekanntlich sehr schwer, wenn wie hier zwei Erscheinungen immer zusammen beobachtet werden, zu erkennen, in welcher Beziehung sie zu einander stehen, welche von beiden von der anderen abhängt, oder ob beide Theile von einem dritten Factor gemeinsam in Abhängigkeit sich befinden; denn die Logik lehrt uns blos, dass stets zusammen vorkommende Erscheinungen in einem causalen Zusammenhange stehen müssen.

Wir sind aber gegenwärtig nicht mehr in dieser unangenehmen Lage; uns stehen jetzt Beobachtungen zur Verfügung, welche diese beiden Erscheinungen getrennt zeigen.

Zunächst wissen wir, dass Hyperämie nicht die Function hervorruft, weder bei Muskeln und Nerven, bei welchen die Function an den Stoffverbrauch unerlässlich geknüpft ist, noch auch bei denjenigen Organen, bei welchen die Producte des Stoffumsatzes die Function für den Organismus [**140**] vollziehen, bei den Drüsen. Obgleich nun für letztere Organe der Stoffumsatz selber das Wesen und der Zweck ihrer Function ist, somit die Möglichkeit, dass die Zufuhr von Stoffen direct die Function auslöse, besonders nahe zu liegen scheint, so wies doch Keuchel nach, dass nach Vergiftung mit Atropin Reizung des Nerv. lingualis trotz erfolgender Hyperämie der Unterkieferdrüse keine Vermehrung der Secretion bewirkt. Bei den blos passiv fungirenden Stützorganen schliesslich kann selbstverständlich vermehrte Blutzufuhr nicht die Functionirung veranlassen.

Zweitens wäre es möglich, dass umgekehrt durch die Function die Vermehrung der Blutzufuhr, die Hyperämie, hervorgerufen würde. Diese Möglichkeit scheint den thatsächlichen Verhältnissen in manchen Fällen zu entsprechen, und es wird daher im Folgenden noch näher auf dieselbe eingegangen werden. Indessen ist das Verhältniss kein absolut festes derart, dass ohne Hyperämie hervorzurufen die Function nicht stattfinden könne; denn nach Vergiftung mit Physostigmin werden die Blutgefässe bei Reizung des Nerv. lingualis nicht erweitert, die Secretion jedoch verstärkt; und

Digitized by Google

Luchsinger[1]) fand, dass man durch Pilocarpin Schweissabsonderung an der Hinterpfote hervorrufen kann, auch wenn die Bauchaorta unterbunden, also die Circulation aufgehoben ist. Natürlich aber kann diese Function nicht länger als bis zur Erschöpfung der Drüsen dauern, da durch Aufhebung der Circulation die Regenerationsmöglichkeit aufgehoben ist.

Die dritte Möglichkeit war, dass die Function und die Hyperämie nicht in einem directen Abhängigkeitsverhältniss von [**141**] einander stehen, sondern dass beide von dritten Verhältnissen gemeinsam abhängig sind. Verbindung dieser Art scheint allerdings vorzukommen bei Muskeln und Drüsen. Wenigstens nehmen manche Autoren an, dass mit dem Thätigkeitsimpuls für diese Organe gleich ein Impuls zur Erweiterung der Blutgefässe von den Centralorganen ausgehe.

Es genüge hier, diese Möglichkeiten erwähnt und auseinander gehalten zu haben. Des Weiteren werden wir besser erst darauf eingehen, nachdem ein anderer Zusammenhang erörtert worden ist; denn es handelt sich für uns zunächst weniger um die Art der Causalverbindung von Function und Hyperämie, als um die Ursache der mit der stärkeren Function auftretenden stärkeren Ernährung.

Diese stärkere Ernährung kann abhängig sein allein von der grösseren Nahrungszufuhr, sofern die Theile immer so viel Nahrung aufnehmen, als ihnen geboten wird, oder wenn dies nicht der Fall, von einer stärkeren Aufnahme bei gleicher Nahrungszufuhr, also von stärkerer Anziehungs- und Assimilationskraft. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten muss nun vor allem entschieden werden.

Die Beobachtungen am ganzen Menschen zeigen, dass, wenn man einem Körper mehr Nahrung zuführt, er mehr ansetzt, bis zu einem gewissen für jedes Individuum bestimmten Grad. Dies ist sowohl im ausgewachsenen Menschen der Fall und in noch höherem Maasse ceteris paribus, d. h. bei gleichem Grade der Function, während der Periode selbstständigen Wachsthums, also in der Jugend. Wenn ein kindlicher oder erwachsener Organismus eine bestimmte Thätigkeit

[1]) Luchsinger, Pflüger's Archiv. Bd. 15. S. 487.

Digitized by Google

ausübt bei guter Nahrung, so setzt er mehr davon an, als bei gleicher Thätigkeit und geringer Nahrung. Also ist die Nahrungsaufnahme der Theile des Körpers ceteris paribus abhängig von der Menge der gebotenen Nahrung.

Andererseits aber beobachten wir auch, dass dies seine Grenzen hat. Man kann durch reichliche Nahrung das Wachs- [**142**] thum eines jungen Menschen nur wenig, den Ansatz nicht annähernd proportional der Nahrungszufuhr beschleunigen. Und ebenso findet beim Erwachsenen mit der Verbesserung der Kost die grössere Volumenentfaltung der Organe an specifischen Theilen, von Fettanhäufung also abgesehen, blos in gewissen Grenzen statt, über welche sie nicht hinausgeht. Dem entsprechend sagt Cohnheim[1]), dass vermehrte Nahrungszufuhr nicht zu vermehrter Eiweissaufspeicherung im Blute oder in den Geweben führe, wenn nicht zugleich mehr Arbeit geleistet wird; und die Resultate Voit's sind bekannt, welcher fand, dass mit der grösseren Zufuhr von Eiweiss zum Körper ceteris paribus auch die Verbrennung desselben, kenntlich an der grösseren Ausscheidung von Harnstoff, steigt, und dass nur relativ wenig mehr im Körper zurückgehalten wird, und dieses auch zum grössten Theil nicht als Organeiweiss unter Vermehrung des Protoplasma der Zellen, sondern nur als Circulationseiweiss, als Vorrathsnahrung.

Wie so der ganze Körper die Aufnahme, die wirkliche Assimilation gebotener Nahrung verschmähen kann, so können es auch die einzelnen Theile desselben.

Virchow[2]) hat schon vor vielen Jahren diese Bedeutung des Experimentes der Durchschneidung des Halssympathicus hervorgehoben. Nach dieser Operation sahen er, Schiff u. A. wochenlang anhaltende Erweiterung der Blutgefässe entstehen, ohne dass eine Verdickung der Haut oder vermehrte Abschuppung stattfand. Ingleichen erhielten Cl. Bernard, Ollier[3]) in 15 Fällen, Cohnheim[4]) selbst bei jugendlichen Individuen keine Hypertrophie nach der gleichen Operation. [**143**] Es

[1]) Cohnheim, Allgem. Pathologie. Bd. I. 1877. S. 584.
[2]) Siehe Virchow, Cellularpathologie. 4. Aufl. S. 158.
[3]) Ollier, Journ. de la Physiol. VI. 1863. S. 107.
[4]) Cohnheim l. c. I. 1877. S. 597.

Digitized by Google

ist aber zu erwähnen, dass nur in seltenen Fällen die so bewirkte Hyperämie der Haut des Kopfes längere Zeit anhält, sondern meist nach einigen Tagen oder Wochen wieder schwindet.

In gleicher Weise sah ich bei einem Arzte und Schriftsteller eine Erweiterung der Blutgefässe der Haut an den Kleinfingerballen beider Hände, sodass sie dunkelrosa aussahen, ohne jede Verdickung der Lederhaut oder der Epidermis und ohne vermehrte Abschuppung der letzteren, obgleich dieser Zustand bereits 7 Jahre andauerte. Ein derartiges Verhalten der Gewebe bei chronischer Erweiterung der Gefässe in Folge Affection der Gefässnerven (vasomotorische Neurosen) ist in neuerer Zeit, seitdem man darauf aufmerksam geworden ist, oft beobachtet worden.

Gegen diese Fähigkeit der Theile, die Nahrungsaufnahme zu verschmähen, können Experimente, in welchen Hypertrophie sich einstellte, nichts beweisen; sie zeigen blos, dass in anderen Fällen, deren wesentliche Unterschiede uns nicht bekannt sind, Hyperämie vermehrte Aufnahme hervorrufen kann. So erhielten A. Bidder[1]) und Stirling[2]) beträchtlicheres Wachsthum des Ohres der operirten Seite nach obigem Experiment der Durchschneidung des Halssympathicus, und ebenso beobachtete Schiff[3]) bei demselben Versuch und Sigm. Mayer[4]) bei gleichzeitiger Durchschneidung des N. auricular. magnus, dass auf der betreffenden Seite die Haare des Ohres rascher wuchsen.

Paget[5]) verpflanzte den Sporn eines Hahnes auf den Kamm desselben und sah ihn auf diesem gefässreichen Gewebe in ungemein starker Weise wachsen. Da aber der Hahnenkamm [144] selber trotz dieses überschüssigen Blutes nicht immerfort wächst, so spricht dies zugleich dafür, dass er selber nicht blos entsprechend der Menge der dargebotenen Nahrung wächst, sondern dass ihm zur Nahrungsaufnahme noch etwas anderes nöthig ist.

1) A. Bidder, Centralbl. f. Chir. 1874. Nr. 7.
2) Stirling, Journ. of. Anat. and Physiol. X. S. 511. 1876.
3) Schiff, Untersuchungen z. Physiol. d. Nervensyst. 1855. S. 166.
4) S. Mayer, Spec. Nervenphysiol., Hermann, Handb. d. Physiol. II. 1. S. 205.
5) Paget, Lect. on surg. pathol. I. S. 72. Cit. nach Cohnheim, Allgem. Patholog. I. S. 602.

Digitized by Google

Dass die Organe in der Periode selbstständigen ererbten Wachsthums, also auch noch in der Jugend, bei stärkerer Nahrungszufuhr (wenn auch, wie erwähnt, nicht proportional derselben und nur bis zu einem gewissen Grade) stärker wachsen, ist eine allgemein bekannte Thatsache; für die abweichenden Resultate in einigen Experimenten müssen daher besondere Ursachen gesucht werden.

Aber es scheint auch, dass es Gewebe giebt, welche selbst im ausgewachsenen Zustande bei künstlich bewirkter Hyperämie, also bei Vergrösserung der Nahrungszufuhr, wieder zum Wachsthum angeregt werden können. Dafür sprechen mancherlei pathologische Erfahrungen.

So kann vielleicht die Verdickung des Bindegewebes, welche wir in der Umgebung und in der Tiefe unter chronischen Unterschenkelgeschwüren bis tief in die Muskeln hinein finden, auf solche langdauernde Hyperämie zurückgeführt werden; ebenso beobachtet man gelegentlich bei chronischer Hyperämie der Haut Hypertrophie derselben sowohl in Bindegewebs- wie Epithelschicht, und bei Hyperämie der Knochenhaut vermehrte Knochenbildung.

Wir wissen indessen nicht, ob nicht in diesen und ähnlichen Fällen entzündlicher Hyperämie zugleich noch chemische oder mechanische Reize zur Vermehrung anregend wirksam sind, wollen aber, um die Ungewissheit eher zu unseren Ungunsten zu verwenden, im Folgenden annehmen, dass die Stützsubstanzen (Knochen, Knorpel und Bindegewebe), sowie auch die Deckepithelien, also die Epithelien ohne secretorische Function, durch Vergrösserung der Nahrungszufuhr [145] ohne weitere Reize sich zu vermehren im Stande seien. Ein Gleiches ist auch für Lymphdrüsen, die Milz und die Niere behauptet worden; da indessen Grund ist, anzunehmen, dass der Reiz zur specifischen Function für diese Organe im Blute gelegen ist, so werden sie bei vermehrter Blutzufuhr somit zu vermehrter Fungirung angeregt; und die erfolgende Hypertrophie kann daher als eine Activitätshypertrophie aufgefasst werden.

Das Verhalten der Stützsubstanzen, der passiv fungirenden Organe ist demnach principiell zu trennen von dem der activ thätigen, der Arbeitsorgane (Muskeln, Drüsen, Nerven, Ganglienzellen

Digitized by Google

und Sinneszellen), welche durch vermehrte Blutzufuhr allein nicht zur Hypertrophie oder Hyperplasie angeregt werden.

Es könnte daher, wenigstens für die passiv fungirenden Theile, die Annahme gemacht werden, dass bei ihnen die functionelle Hypertrophie durch die functionelle Hyperämie bedingt sei. Aber gerade für diese Organe ist, wie erwähnt, die functionelle Hyperämie mit Ausnahme der Haut nicht nachgewiesen; und ausserdem zeigen dieselben, wie oben dargelegt, eine Structur, welche deshalb nicht von der Blutzufuhr abgeleitet werden kann, weil sie zum Theil viel feiner als die Maschenweite des Capillarnetzes ist und mit der Anordnung der Capillaren keine Aehnlichkeit hat.

Sehen wir nun zu, wie weit überhaupt die Annahme der passiven Ernährung der Zellen gerechtfertigt ist, und was ihr widerspricht.

Schon im befruchteten Ei findet nach der Bildung der Keimblätter vor der Anlage der Blutgefässe, wo also die Nahrung noch gleichmässig vertheilt ist, typisches ungleichmässiges Wachsthum statt, welches zur Bildung der Primitivrinne, zur Bildung des Medullarrohres, des Axenstranges (der Chorda dorsalis) und der Urnieren führt. Hier muss also, da die Theile unter gleichen Ernährungsbedingungen sich befinden, aber, specifische Formen hervorbringend, ungleich wachsen, die Nah- [**146**] rungsaufnahme eine ungleiche sein. Und da sie sich auch schon qualitativ verschieden ausbilden, muss eine qualitative und quantitative Nahrungswahl stattfinden. Diese Ungleichheit der Nahrungsanziehung muss um so grösser sein, als die verschiedenen Theile der Keimscheibe gar nicht, wie der Einfachheit halber vorstehend angenommen wurde, vollkommen gleich zur Nahrungsquelle gelegen sind, sondern gerade die am raschesten sich differenzirenden und wachsenden, neben der Axe gelegenen Theile von der Nahrungsquelle am weitesten entfernt sind.

Dasselbe bekundet sich bei den blutlosen, niederen Thieren, z. B. der Hydra, unserem einheimischen kleinen Wasserpolypen. Auch bei diesen Thieren finden bekanntlich besondere morphologische Differenzirungen durch ungleich starkes Wachsthum, z. B. in der

Digitized by Google

Bildung der Tentakeln statt, obgleich das erforderliche ungleiche Wachsthum hier nicht auf ungleicher Vertheilung, sondern nur auf ungleicher Aufnahme der Nahrung beruhen kann.

Andererseits aber würde eine Zurückführung des ungleichen Wachsthums im Embryo nach der Bildung der Blutgefässe auf verschiedene Vertheilung der Nahrung durch dieselben bedeuten, dass die Wachsthumsgesetze eigentlich blos in den Blutgefässen lägen, dass die specifischen Theile nicht selbstständig sich entfalteten, nicht nach ihnen innewohnenden, aus ihrer specifischen Natur sich ergebenden Gesetzen [also nicht durch Selbstdifferenzirung oder „morphologische" äussere Einwirkungen] sich gestalteten und vergrösserten, sondern blos entsprechend der Vertheilung der Nahrung. In den Blutgefässen lägen die eigentlichen Wachsthumsgesetze und die specifischen Zellen, welche doch specifische Nahrung aus der allgemeinen Ernährungsflüssigkeit auslesen müssen, wären in Bezug auf die Quantität der Aufnahme vollkommen unselbstständig, vollkommen abhängig allein von der Zufuhr.

Da aber die Blutgefässe, welche die Nahrung vertheilen, selber wieder aus Zellen bestehen, die unter Nahrungsaufnahme [**147**] wachsen müssen, so müssten, soweit es die grösseren, von vasa vasorum (Ernährungsgefässen der Blutgefässe) ernährten Gefässe angeht, die Wachsthumsgesetze der Organe in den ersteren, in den vasa vasorum, liegen; soweit es aber die vasa vasorum selber und die anderen kleinen Gefässe des Körpers betrifft, welche direct aus dem in ihnen fliessenden Blute sich nähren, müssten die Wachsthumsgesetze in den Zellen selber, in denen, welche die Capillarwandung bilden, liegen; denn diese müssten mehr Nahrung aufnehmen, stärker wachsen, ehe sie das Gefäss erweitern oder ehe sie neue Capillaren anlegen könnten (s. S. 83 Anm.).

So muss denn in letzter Instanz doch wieder grössere „active" Aufnahme der Nahrung seitens bestimmter Zellen die Entfaltung im Embryo und im wachsenden Individuum bedingen.

Dem entsprechend haben nach H. Fischer[1]) die meisten Autoren

[1]) Deutsches Archiv f. Chirurgie. Bd. 12. S. 35. 1879.

Digitized by Google

angegeben, dass bei angeborenem halbseitigen Riesenwuchs die zuführenden Blutgefässe (Arterien) nicht nachweisbar weiter waren als die entsprechenden Arterien des normalen Gliedes der anderen Körperhälfte; auch blieben lang fortgesetzte Compressionen der Arterien auf der vergrösserten Seite ohne Erfolg für die Verkleinerung des Gliedes. Es ist also ein durchaus unberechtigtes Vorgehen, die morphologische Differenzirung des Organismus, die Ausbildung all der zahllosen Einzelformen von ungleicher Vertheilung des Blutes allein ableiten zu wollen, wenn schon letztere hier und da ein begünstigendes Moment abgegeben haben mag.

Virchow hat eine ähnliche Ansicht gleichfalls bereits in seiner Cellularpathologie auf Grund pathologischer Beobachtungen vertreten. So sagt er l. c. S. 160: „Wir werden daher am Ende immer genöthigt, die einzelnen Elemente als die wirk- [**148**] samen Factoren bei diesen Anziehungen zu betrachten. Eine Leberzelle wird aus dem Blute, welches durch das nächste Capillargefäss strömt, bestimmte Substanzen anziehen, aber sie muss eben zunächst vorhanden und sodann ihrer ganz besonderen Eigenthümlichkeit mächtig sein, um diese Anziehung auszuüben."

Hierzu will ich nur noch bemerken, dass es für unsere Zwecke ohne Bedeutung ist, ob die Zelle aus der Capillare die specifischen Stoffe direct anzuziehen vermag, oder ob die Zelle diese Stoffe nur aus der sie umspülenden Lymphe aufnimmt und in Folge dieser Wegnahme aus der Lymphe diese Stoffe nun rascher aus der Capillare diffundiren, als die anderen nicht entfernten Stoffe, und ob die Capillaren der verschiedenen Organe sich schliesslich an dieses stärkere Hindurchtreten der vorzugsweise gebrauchten Stoffe angepasst haben[1]), so dass auch der Diffusionswiderstand für dieselben in jedem Organe ein geringerer geworden ist.

[1]) Da die Lymphe der verschiedenen Organe: der Leber, Muskeln, Nieren, des Gehirns nur minimale Verschiedenheiten aufweist, obgleich diese Organe wesentlich verschiedene Stoffe verbrauchen, so ist wohl mit Sicherheit abzuleiten, dass in der That die oben vermuthete „qualitative Anpassung der Capillarwandung' jedes Organes an den specifischen Verbrauch desselben stattgefunden hat.]

Digitized by Google

Wenn nun einmal actives Wachsthum der Zellen durch grössere „active" Nahrungsaufnahme eine unumstössliche Voraussetzung aller Differenzirungen ist, so ist es gewiss das Näherliegende, Einfachere, diese verschiedene Activität und somit die Wachsthums- und sonstigen Entwickelungsgesetze in diejenigen Theile zu verlegen, welche die specifischen Qualitäten haben, also in die specifisch fungirenden Zellen der Organe und nicht in die indifferenten, in allen Organen mehr gleichen oder erst secundär differenzirten Zellen der Capillarwandung. Wir müssen die typische formale Differenzirung der Organismen auf selbstständige quantitative und qualitative Nahrungswahl der Zellen und zwar [zumeist] der specifischen Zellen jedes Organes zurückführen. Remak handelte sehr wohl erwogen, wenn er vor allem die Differenzirung der specifischen Theile der Organe ins Auge fasste und als das Primäre, Formengebende ansah, entgegen der oben erwähnten, im Allgemeinen durchaus unmotivirten Behauptung Boll's.

[**149**] Wenn so die embryonale und die postembryonale vererbte Entwickelung durch active quantitative und qualitative Nahrungsauswahl der Zellen bestimmt wird, soll nun für die Activitätshypertrophie im noch jugendlichen und im erwachsenen Individuum auf einmal ein ganz anderes, geradezu entgegengesetztes Gesetz gelten? Soll die Ernährung jetzt auf einmal eine rein passive geworden sein, welche blos abhängig ist von der jetzt durch Nervenvermittelung von irgend einem Centrum aus besorgten Regulation der Blutgefässe[1])?

Bei der functionellen Vergrösserung der Organe findet nun nicht blos einfache Vergrösserung der Elementartheile statt, sondern auch Vermehrung derselben und Vermehrung der Capillaren. Hierbei müssten also wiederum, wenn die Ernährung rein passiv erfolgte, die Capillaren auf einmal anfangen, stärker zu wachsen, Sprossen zu treiben etc.; und da nach dem im I. Capitel begründeten Gesetz

[1]) Siehe auch die interessante Schrift Rud. Beneke's über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den „Wachsthumsbedingungen" (Verhandlungen der 14. ärztl. Landesversammlung zu Braunschweig, 18. Okt. 1890, S. 1—17), sowie den Vortrag Billroth's (Ueber die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Thierzellen auf einander, Wien 1890. 43 S.), in welchen unter anderem dieselben Ansichten wie hier vertreten werden. Ferner S. Loeb S. 285 Anm.]

Digitized by Google

der dimensionalen Activitäts-Hypertrophie die Organe blos in denjenigen Dimensionen sich vergrössern, welche die Verstärkung der Function leisten, also auch die Capillaren blos nach diesen Richtungen hin sich entwickeln, so müssten wiederum die Bildungsgesetze des Specifischen in den Zellen der Capillarwandung liegen; denn blosse Vergrösserung der Blutzufuhr zum Organ mit passivem Wachsthum der Capillaren und der von ihnen als abhängig angenommenen specifischen Theile würde eine gleichmässige Vergrösserung nach allen drei Dimensionen zur Folge haben. Wie aber sollen durch verstärkte Function eines Organes die Capillaren blos zur Vermehrung nach zwei Dimensionen mit Ausschluss der dritten angeregt werden?

Wenn nun das Wachsthum der Organe nur wenig durch die Blutgefässe bestimmt wird, sondern umgekehrt vorwiegend die specifischen Theile durch active Auswahl den Nahrungsverbrauch bestimmen, so fragt sich, wie unter diesen Verhält- [**150**] nissen die Regulation der Blutgefässe überhaupt stattfinden kann, wie es möglich ist, dass die zuführenden und vertheilenden Blutgefässe eines Organes immer die den Bedürfnissen entsprechende Weite erlangen.

Ich will hier dieses schwierige morphologische Problem der Blutgefässregulation im Embryo, welches mich seit Jahren beschäftigt, nicht eingehend erörtern, um einer besonderen Darstellung nicht vorzugreifen. Aber es muss noch bemerkt werden, dass wir die Weite der Gefässe nicht nur für die wenigsten Gefässe als vererbt betrachten, sondern dass wir glauben, sie fast durchweg als auf dem Wege der Selbstregulation von dem Verbrauch der Parenchyme aus bestimmt und ausgebildet auffassen zu müssen[1]).

[1]) Siehe auch S. 83 Anm., 168 Anm. u. 326. Zugleich sei noch bemerkt, dass es sich bei der hier erörterten morphologischen Selbstregulation nur um jene Erweiterungen der Gefässe handelt, welche mit dauernder Aenderung, sei es mit Vermehrung oder Verminderung der Wandungssubstanz auf dem Querschnitt des Gefässes verbunden sind; nur selten einmal wird eine morphologische Anpassung der Gefässweite in blosser dauernder Umordnung der schon vorher die Wandung bildenden Elementartheile bestehen oder sonstwie ohne Veränderung der Masse des Wandungsmateriales sich vollziehen.

Wir sehen also hier ab von den rasch wechselnden, rein functionellen Aenderungen der Gefässweite, welche blos Anpassungen an momentane Bedürfnisse

Digitized by Google

Zur Begründung solcher Abhängigkeit der Blutgefässe von den selbstständigen, activ sich ernährenden specifischen Theilen seien hier wenigstens einige, wie ich glaube, demonstrative Beispiele angeführt.

Wenn man auch die Entwickelung der Gefässe innerhalb der Geschwülste als mit den Geschwulstkeimen potentia angeboren auffassen könnte, so wäre dies doch schon weniger wahrscheinlich für die Entwickelung der zuführenden und abführenden Blutgefässe, welche ausserhalb der Geschwulst liegen. Und sollen diese letzteren nun immer zuerst wachsen und dadurch erst den in der Geschwulst gelegenen Theilen die Gelegenheit zur weiteren Vergrösserung gegeben werden, sodass die Geschwulst in absoluter Abhängigkeit von den Gefässen bliebe?

Der Einwand der Blutgefässentwickelung nach vererbten formalen Gesetzen ist aber schon gar nicht möglich für die Entwickelung des Blutgefässnetzes, welches sich nach Einwanderung von Parasiten um dieselben ausbildet. Wenn ein solcher, z. B. ein Echinococcus, in irgend einem Organe sich festsetzt, so zieht er offenbar aus Moleculardistanz immerfort [**151**] Nahrungsflüssigkeit an, veranlasst damit ein constantes Nachströmen aus den Blutgefässen mit allmählicher Vermehrung der Capillaren und zwingt so den Wirth, bei welchem er haust, ihn mit einem Capillarnetz und zugehörigen grösseren Gefässen zu umspinnen und dem Todfeinde die nöthige Nahrung zu geben. Es ist nicht denkbar, dass die Flüssigkeitsansammlung im Echinococcus und besonders das Wachsthum desselben einfach mechanisch durch Diffusion vor sich gingen wie bei todten Substanzen, denn dazu müsste der eingeführte microscopisch kleine Embryo ganze Haufen von Salzen enthalten, vielmal grösser als er selber ist, und trotzdem würden sie bald alle verschwunden und Stillstand hergestellt sein.

Die Blutgefässe der Echinococcushülle, welche der Wirth ihm liefert, sind meist nicht gross und dies könnte Jemanden zu Widerspruch veranlassen.

---

sind, und deren oftem Vorkommen die Gefässe die leichte, nicht-morphologische Aenderungsfähigkeit ihrer Weite, z. B. auch die leichtere passive Dehnbarkeit in der Weite gegenüber der viel geringeren Veränderlichkeit ihrer Länge verdanken (s. S. 321).

Digitized by Google

Wir sehen aber dasselbe noch evidenter bei der Entwickelung der metastatischen Geschwülste im Körper. Wenn einige oder mehrere Zellen einer bösartigen Geschwulst, in die Blutgefässe gelangt und mit dem Blute verschleppt, irgendwo hängen geblieben sind, so ernähren sie sich daselbst und zwingen ihre Umgebung zu ernährender Capillarbildung und weiterhin zur Bildung auch grösserer Blutgefässe für das weitere Wachsthum der Geschwulst. Auch hier haben wir eine morphologische Selbstregulation der Blutgefässe, sowohl der in der Geschwulst selber liegenden, als auch der in der normalen Nachbarschaft befindlichen grösseren zu- und abführenden Gefässe je nach dem Verbrauche der Geschwulst; und zwar an Stellen, wo die Tendenz, dereinst diese Gefässe zu bilden, nicht vererbt sein kann, da die Metastasen an beliebigen Stellen haften bleiben.

[Geschieht hier die Verbreitung der Geschwulstkeime innerhalb der Blutbahn, so haben wir auch Beispiele, wo dasselbe mit gleichem Erfolg ausserhalb der Blutbahn geschieht. Wenn z. B. ein Krebs der Leber oder des Magens die Oberfläche des Organes erreicht hat, fallen bald Theile der Geschwulstmasse ab, werden in der Bauchhöhle vertheilt, und nachdem sie irgendwo haften geblieben sind, sprossen unter Durchbrechung des Peritoneal-Epithels Blutgefässe in sie hinein und ernähren diese „disseminirten" Geschwülste, die sich oft zu einer vielmal den ersten anhaftenden Keim übertreffenden Grösse entwickeln. Ebenso findet Blutgefässbildung nach künstlicher Implantation lebender, ja selbst todter Massen in irgend eine nicht mit echtem Epithel ausgekleidete vorgebildete oder künstlich gemachte Körperhöhle statt; nur werden todte Massen erst von Gefässen durchsetzt, nachdem lebende sie auffressende Zellen in sie eingewandert sind und selber der Nahrung bedürfen.]

Dasselbe zeigt sich bei der Entwickelung des Eies im Mutterleibe. Wo das Ei haften bleibt und Nahrung anzieht aus der Mutter, vermehren sich die Capillaren derselben [**152**] und es bilden sich dem Bedürfniss entsprechende zuführende und abführende Blutgefässe durch Selbstregulation aus, nicht blos in der Gebärmutter, sondern auch in der Wandung der Bauchhöhle an jeder beliebigen Stelle, an welcher bei Extrauterinschwangerschaft das Ei zufällig liegen ge-

Digitized by Google

blieben ist Auch in diesem Falle kann also eine Tendenz, an dieser Stelle dereinst diese Blutgefässe zu entwickeln, nicht angeboren sein, sondern es muss eine allgemeine Reactionsfähigkeit des Organismus existiren, zufolge welcher überall die dem „Verbrauche" entsprechenden Blutgefässe auf dem Wege der Selbstgestaltung und morphologischen Selbstregulation sich ausbilden.

Ich glaube, dass diese Beispiele beweisen, dass sich die Theile activ ernähren können, und dass der Organismus passiv mit Capillarbildung und mit Bildung entsprechender zuführender und abführender Gefässe reagirt. Auf welche Weise die morphologische Regulation der zu- und abführenden Blutgefässe stattfindet, ist ausserordentlich schwierig zu erklären. Es setzt wiederum Reactionsqualitäten voraus, von welchen wir bisher nichts geahnt haben. Diese wenigen Qualitäten aber angenommen, erklärt sich sofort die zweckmässige Ausbildung der Blutgefässweite im ganzen Körper und ebenso dieselbe in pathologischen Neubildungen und bei den erwähnten parasitären Bildungen, als welche hier auch die Frucht im Mutterleibe betrachtet werden muss [1]).

Es scheint, dass diese Regulation der Blutgefässe, welche wir ganz in Abhängigkeit sehen von dem Bedürfniss der das Blut verzehrenden Theile, auch durch neugebildete Nerven vermittelt wird, wenn die Gefässe grösser werden; denn die glatten Muskelfasern, welche die Gefässe auch der metastatischen Geschwülste haben, werden wohl auch von Nerven versorgt. Diese nervöse Mithülfe bei der Regulation bekundet sich wohl auch schon nach Unterbindung von Blutgefässen. Es bilden sich [**153**] hier nicht blos auf mechanische Weise neue Nebenwege aus, sondern gleichzeitig muss auch eine neue nervöse Regulation entstehen, welche ebenfalls nicht vererbt sein kann, sondern mittelst Selbstgestaltung und Selbstregulation ihre Ausbildung erfahren muss.

[1]) Dieses schwierige Problem der Vermittelung der Regulation der Blutgefässweite ist inzwischen in eingehender Weise und auf Grund von eigenen Experimenten von H. Nothnagel (Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Störungen, III. Die Entstehung des Collateralkreislaufs, Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 15. 1888) und R. Thoma (Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystems. Stuttgart 1893, 91 Seiten) mit Erfolg behandelt worden.

Digitized by Google

Man denke sich, was entstehen müsste, wenn die Ernährung rein passiv stattfände, ganz in Abhängigkeit von der Blutzufuhr, und wenn dabei nach Unterbindung die Vertheilung blos mechanisch durch collaterale Wirkung sich ausgliche, welche Functionsstörungen und Umformungen des ganzen Theiles entstehen müssten! Wenn z. B. die Oberarm-Arterie unterbunden wäre, müssten die Schultermuskeln und die Haut über denselben unförmig verdickt und der Unterarm würde dünn und schwach werden; aber nichts von dem tritt ein, die Regulation ist meist eine sehr rasche und vollkommene. [Dies gilt für alle Fälle, in denen nicht sogenannte Endarterien, also Gefässe, welche keine collateralen Verbindungen mit Nachbararterien haben, die Zufuhr besorgen.] Und da die betreffenden Muskelgruppen später wieder vollkommen functionsfähig werden, so muss sich wohl auch eine neue nervöse Regulation zur Herstellung der functionellen Hyperämie ausgebildet haben, welche aber nur in directer Abhängigkeit von dem Verbrauch der Theile entstehen kann. Alle diese Verhältnisse deuten also auf Selbstregulation durch den Bedarf hin, so dass wir annehmen müssen, dass die specifischen Parenchyme sowohl die Aufnahme als auch die „Zufuhr" ihres Bedarfs selber reguliren, und dass auch die nervösen Regulationsapparate in Abhängigkeit von dem Verbrauche sich gestaltlich ausbilden und ihm untergeordnet sind. Denn ebenso, wie sie unter ganz neuen, also nicht vererbten Verhältnissen hervorgebracht werden, in denen sie blos in Abhängigkeit von den verbrauchenden Theilen entstehen können, müssen sie auch in normalen Verhältnissen sich in der gleichen Weise auszubilden vermögen.

[Es ist eine zwar sehr verbreitete aber durchaus irrige Ansicht, dass man die (NB. angebliche) angeborene stärkere Entwickelung der rechten Körperhälfte davon ableitet, dass die Arterien für dieselbe dem Herzen etwas näher entspringen als die für die linke Körperhälfte, und dass erstere daher mehr Blut erhielten; dies setzt voraus, dass also die Weite der rechten oder der linken Gefässe nicht die richtige wäre. Zudem würde letzteres, selbst wenn es der Fall wäre, gar nichts ausmachen, denn man findet bei ganz wohlgebildeten Personen als zufälligen Befund, dass die Aorta an der Ansatzstelle des lig.

Digitized by Google

Botalli derart geschrumpft ist, dass das Lumen ganz oder fast ganz geschwunden ist. Wie müsste da der Körper aussehen, wenn die Ernährung passiv und die Blutvertheilung blos grob mechanisch nach der Weite der Gefässe erfolgte. Die untere Körperhälfte müsste der eines Neugeborenen, die obere der eines Riesen gleichen.]

Wir wollen noch erwähnen, dass wie bei den anderen Organen auch bei den Gefässen **zweierlei functionelle Regulationen oder Anpassungen** wohl zu unterscheiden sind, ein Mal die blos **vorübergehende,** wechselnde, oft durch Nervenfunction vermittelte Regulation in der jeweiligen **Ausübung** der specifischen Function der Organe, zweitens die **morphologische**, durch Wachs- [154] thum der Organe und ihrer Nerven, sowie durch Structuränderungen entstehende dauernde.

Die letztere Art der Gefässanpassung findet im Embryo, sowie beim Anfang der Ausbildung der erwähnten Parasiten und Geschwülste jedenfalls zunächst ohne Nervenvermittelung, also unter mechanischer Vermittelung statt.

Die dem Verbrauch der Organe entsprechende Regulation der Gefässweite vermittelst der Nerven kann zu Stande kommen erstens durch Theilung des functionellen Reizes, indem immer ein Theil derselben zugleich auf die Gefässe übergeht. Die Reizqualitäten sind aber, wie wir sehen werden, ausserordentlich mannigfaltig im Körper, und die glatten Muskelfasern der Gefässwandung müssten daher auf diese verschiedenen Reize immer in entsprechender Weise reagiren, entweder sei es, dass sie direct von den Reizen getroffen werden oder indem ihnen ein Theil des functionellen Reizes durch besondere Bahnen zugeleitet wird. In den chemisch zur Thätigkeit angeregten Organen müssten unter dieser Voraussetzung z. B. die glatten Muskeln der Nierenarterien auf Harnstoffansammlung im Blute mit Erschlaffung reagiren, in dem gleichen Grade wie die Epithelien der Nierenkanälchen dadurch zur Function und zur Vergrösserung ihres Stoffwechsels, respective zur Ernährung und Vermehrung angeregt werden, wie letzteres nach Ausschneidung einer Niere bei der compensatorischen Hypertrophie der anderen stattfindet.

Gegenwärtig ist zwar noch die Meinung herrschend, dass die

Digitized by Google

bei dieser compensatorischen Hypertrophie anzunehmende Hyperämie wesentlich eine sogenannte collaterale Hyperämie sei, welche mechanisch durch Vergrösserung des Blutzuflusses zu den Nachbartheilen nach der Absperrung eines Bezirkes des Blutgefässnetzes bedingt werde, in- [155] dem in Folge des Verschlusses der einen Nierenarterie das Blut aus mechanischen Gründen entsprechend mehr in die andere flösse. Diese Erklärung der Hyperämie ist aber unrichtig; denn es würde in die andere Nierenarterie nicht mehr Blut fliessen, als ihrer relativen Weite im Verhältniss zur Bauchaorta resp. zu den anderen in der Gegend entspringenden Gefässen zukommt; [und diesen kommt nicht mehr zu, als ihrer Weite zu den übrigen Aesten der ganzen Aorta und dem Widerstand im ganzen Gefässsystem des Körpers gegen Erweiterung in Folge erhöhten Druckes entspricht.] Statt der Ausbildung einer starken Hypertrophie blos der Niere würden alle Organe, welche aus dieser Gegend ihr Blut beziehen, also die ganze Lendengegend, der Dickdarm, die Hoden, ein wenig hypertrophiren. [Man sieht die Hypertrophie der Organe blos zufolge mechanischer collateraler Vergrösserung der Blutzufuhr wäre ein ganz unnützes, ja höchst nachtheiliges Princip.] Doch in Wirklichkeit ist von den diesem Princip entsprechenden Folgeerscheinungen nichts zu beobachten. Nach Entfernung eines Hodens würde gar keine Hypertrophie des anderen eintreten, denn der Ausfall einer so engen Arterie und ihres kleinen Capillargebietes aus dem ganzen von der Bauchaorta versorgten Bezirk, welcher fast den halben Körper darstellt, könnte den Blutdruck in der Gegend nur unmessbar wenig erhöhen, und von dieser Erhöhung würde wiederum nur der entsprechende minimale Theil dem anderen Hoden zu Gute kommen. Trotzdem aber hypertrophirt bekanntlich der übriggebliebene Hoden manchmal in sehr beträchlichem Maasse.[1]) Zudem könnte die compensatorische Hypertrophie der Lymphdrüsen

[1]) Von neuerer Literatur siehe Ribbert, die compensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen, Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. I, S. 69 u. f. 1894. H. Nothnagel, Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Zuständen. II Drüsige Organe (Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 11. 1886); sowie über den Unterschied der Art der compensatorischen Nierenhypertrophie in frühen und späten Entwicke-

Digitized by Google

des übrigen Körpers, welche stets nach zu Grunde gehen dieser Organe eines Körpertheiles stattfindet, überhaupt nicht durch collaterale Hyperämie ihre Erklärung finden, denn wie sollte collaterale Hyperämie auf ganz entfernte kleine Organe in anderen Körpertheilen wirken? Dagegen ergiebt sich die Hypertrophie bei unserer Annahme, dass der functionelle Reiz dieselbe veranlasst, ganz von selber, denn diejenige Qualität des Blutes, welche die Thätigkeit der Lymphdrüsen veranlasst, wird nach Wegfall eines Theiles dieser Organe entsprechend stärker auf die anderen Lymphdrüsen wirken.

Ausserdem ist zu erwähnen, dass die Regulation durch Nervenvermittelung so mächtig ist, dass der Einfluss der Ver- [156] schliessung schon ziemlich starker Arterien vollkommen compensirt werden kann, wodurch die mechanische collaterale Hyperämie in ihrer Wirkung für Arterien mehr oder weniger aufgehoben werden kann.

Es müssten nach der gemachten Voraussetzung bei den verschiedenen Organen, welche ihre Anregung zur Thätigkeit, gleich der Niere, durch chemische Bestandtheile des Blutes erhalten, also wohl die Leber, die Hoden (?), die Milz und die Lymphdrüsen, immer auch die Muskelzellen ihrer Blutgefässe auf diese chemischen Reize in entsprechender Stärke reagiren; während bei denjenigen Drüsen, welche durch Nervenvermittelung zur Thätigkeit angeregt werden, z. B. den Speicheldrüsen, ein Theil dieses Reizes sich abzweigen und auf die Gefässe übergehen müsste. Dasselbe müsste bei den Muskeln und selbst auch bei den Ganglienzellen des Hirns und des Rückenmarks stattfinden. Alles dies erscheint ausserordentlich complicirt; überall müssten die in allen Organen physiologisch gleichen glatten Muskelfasern auf besondere Reize mit bestimmter zweckmässiger Stärke reagiren; und wie eine Regulation in neuen Verhältnissen entstehen könnte, dafür würde uns jegliches Verständniss fehlen. Auch ist es undenkbar, wie eine derartige Regulation für die Knochen thätig sein könnte, denn wie soll hier der Reiz, welcher den Knochen

---

lungsstadien, die (auf meine Anregung entstandene) Arbeit von C. Th. Eckardt „Ueber die compensatorische Hypertrophie und das physiologische Wachsthum der Niere". (Virchow's Arch. Bd. 114. 1888.)]

Digitized by Google

trifft, auch proportional die Blutgefässe treffen? Oder wie soll der Vorgang in dem Centralnervensystem sein? Wenn bestimmte Nervenbahnen oder Ganglienzellen mehr in Anspruch genommen werden, also vermehrter Nahrung bedürfen, so müsste für jede Faser, für jede Ganglienzelle eine besondere nervöse Blutgefässregulation da und zugleich dafür gesorgt sein, dass die Reize nicht irradiiren (sich weiter ausbreiten), denn sonst würden immer alle benachbarten Theile auch hypertrophisch. Ich erinnere nur an das oben citirte Beispiel rasch verlaufender [**157**] functioneller Anpassung von Helmholtz, in welchem wir beim Sehen mit Brillen, welche die beiden Bilder vertauschen, uns so rasch anpassen in Tausend oder Millionen Ganglienzellen und ihren Ausläufern, dass wir schon durch Uebung von einigen Minuten nach Abnahme der Brille gegen unseren Willen entsprechend dieser eben gelernten Weise greifen. Soll diese tausendfältige Veränderung von Nervenverbindungen passiv durch Hyperämie entstehen, welche in diese tausendfältigen Bahnen geleitet würde? Oder wenn man einwendet, dass hierbei blos der Verbrauch von schon in den Zellen aufgespeicherten Vorräthen stattfinde, (obschon wie dargelegt solche Aufspeicherung dem Principe der passiven Ernährung direct widerspräche), so brauchen wir nur ein anderes Beispiel anhaltenderer Uebung, etwa des Klavierspiels zu gedenken, in welchem alle Vorräthe erschöpft werden. Wenn dagegen, bei rein passiver Ernährung der Gewebe, so vollkommen auf diese einzelnen Bahnen beschränkte Hyperämie nicht möglich wäre, so würde die Mitausbildung der gleichzeitig hyperämischen Nachbartheile jede Erwerbung besonderer Kunstfertigkeiten unmöglich machen. [Canstatt sagt bereits im Jahre 1842 in seinem Articel über Atrophie „dass jede Zelle ein eigenthümliches individuelles Leben besitzt, kraft dessen sie einerseits sich selbst weiter zu entwickeln (plastische Kraft der Zelle) und andererseits die aus dem Cytoblastem angezogenen und aufgenommenen Stoffe auf ihrer inneren und äusseren Fläche specifisch-chemisch umzuändern (metabolische Kraft der Zelle) vermag[1]).]

Auch aus diesen Gründen bin ich der Meinung, dass die Auf-

1) Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I, 1842, S. 27.

Digitized by Google

nahme der Nahrung activ geschieht, gemäss der Anregung durch den functionellen Reiz, und dass die Blutgefässregulation, auch diejenige durch Vermittelung von Gefässnerven, wo sie überhaupt stattfindet (nämlich wohl blos, wenn grössere Zellgruppen zugleich mehr Nahrung aufnehmen), im Allgemeinen abhängig sein wird von dem Verbrauch der specifischen Theile der Organe, sei diese Abhängigkeit eine directe oder indirecte.

Ueber die Art, wie diese Regulation stattfindet, will ich den Physiologen durch das Aussprechen von Vermuthungen nicht vorgreifen; indessen sind relativ einfache Modi denkbar. Für die morphologische, dauernde Bildungen liefernde Gefässregulation, welche allein in mein Gebiet gehört, hoffe ich nach [158] meinen gegenwärtigen Beobachtungen, sie dereinst auf mechanische Principien zurückführen zu können.

Aus dem über die Wirkung der Blutvertheilung und die Art ihrer Regulation Gesagten geht also hervor, dass es allen Thatsachen widersprechen würde, wenn man eine „passive" Ernährung der Theile, allein abhängig von der Nahrungszufuhr statuiren wollte; sondern es ergab sich, dass im Gegentheil die Ernährung unter qualitativer und quantitativer Auswahl seitens der ernährten Theile stattfinde, und das von der „Verbrauchsstelle" aus die Blutzufuhr entsprechend dem Verbrauche in irgend einer Weise regulirt werden muss.

Die „functionelle Hyperämie", wo sie stattfindet, kann daher keinesfalls die „Ursache" der functionellen Hypertrophie sein; sondern sie darf nur als eine günstige, vielleicht nicht einmal immer unerlässlich notwendige „Vorbedingung" derselben angesehen werden.

Werfen wir noch einen Blick auf die möglichen Leistungen der Blutvertheilung beim Ausbleiben der Function und der ihr folgenden „Inactivitätsatrophie", so liegt hier das ursächliche Verhältniss scheinbar einfacher, und die Abhängigkeit von der Blutzufuhr scheint eine grössere und bestimmtere zu sein als bei der Hypertrophie. Denn wenn die Nahrung in erheblich verminderter

Digitized by Google

Menge zugeführt wird, so muss nothwendigerweise die Ernährung entsprechend sinken.

Aber es ist die Frage: Warum sinkt die Nahrungszufuhr, warum bleibt sie nicht auf einem mittleren Zustand stehen, da doch die Spannung der Blutsäule hier wie überall bestrebt ist, die vorhandenen Wege zu erweitern, statt sie verengen zu lassen. Diese stetige, schliesslich über das Maass des rein durch Nervenregulation Vermittelbaren weit hinausgehende Verengerung, diese wirkliche morphologische Rück- [159] bildung bedarf selber erst einer Erklärung und diese findet sie erst, wenn das Capillargebiet mit der Atrophie der specifischen Theile in Folge mangelnder Function sich verkleinert hat.

Aber ganz abgesehen von dieser Auffassung der Entstehung der Blutgefässschrumpfung, wie soll sich in dem Capillarnetz der Blutgefässe, in welchem von allen Seiten Blutzufuhr stattfinden kann, z. B. die Inactivitätsatrophie einzelner Nervenbahnen im Rückenmark rein von den Gefässen aus erklären, da doch für den ganzen Querschnitt jedes der sechs Stränge, also für viele tausend Nervenfasern ein gemeinsames zusammenhängendes Capillarnetz vorhanden ist? Um diese strangförmigen, auf bestimmte Nervenbahnen längs des ganzen Rückenmarks beschränkten Atrophien durch Verminderung der Blutzufuhr hervorzurufen, müsste für jede Nervenfaser ein eigenes abgeschlossenes Capillarnetz mit selbstständiger Regulation vorhanden sein. Das gleiche gilt von der Atrophie der entlasteten Knochenbälkchen, welche nach einem schief geheilten Knochenbruch bei Ausbildung der den neuen statischen Verhältnissen entsprechenden Structur stattfindet[1]).

[1]) Mit diesen Ausführungen über die Abhängigkeit der Gefässweite von der Verbrauchsgrösse der zugehörigen Organe ist nicht gesagt, dass Gefässe nirgends eine selbstständige vererbte (s. S. 203 u. 207) Weite ausbilden könnten. Zu den bereits S. 83 u. 168 Anm. für letzteres angeführten Beispielen sei noch Einiges hinzugefügt. Der Gynäkolog Prof. Max Wiener hat auf meine Anregung genaue Messungen der Gefässweite an Arterien verschiedener Organe des Embryo vorgenommen. Dabei zeigte sich, dass die beiden Lungenarterien des Foetus so weit waren, wie die Arterien an 4 bis 6 mal so schweren Organen desselben Embryo. Das bedeutet wohl, dass diese Gefässe schon im Voraus auf den späteren Gebrauch hin wachsen. Ferner sind treffende Beispiele vererbter Gefässausbildung die zahlreichen, nicht capillaren Wundernetze vieler Thiere; ein pathologisches Beispiel stellt das Teleangiom

Digitized by Google

Wie durch die functionelle Hyperämie das vorhandene, feine Structurdetail in dem Centralnervensystem, in den Knochen und Fascien, in den Höhlenmuskeln etc. als Wirkung der Blutvertheilung sich nicht hätte ausbilden können, da die Blutvertheilung in dem Netz der Capillaren nicht in der dazu nöthigen Weise regulirt und abgeschlossen werden kann und die Maschenweite der Capillaren gröber ist als das bezügliche Structurdetail, so kann auch nicht eine so beschränkte Nahrungsentziehung stattfinden, dass einzelne, microscopisch kleine scharf umschriebene Theile dadurch zur Atrophie gebracht werden könnten.

Bei so allgemeinen, alle Organe und Organsysteme betreffenden Erscheinungen aber nach speciellen, für jedes Organ besonderen Gründen zu suchen, wie bei den Muskeln geschehen [**160**] ist, indem man die Activitätshypertrophie derselben durch eine bei der Contraction stattfindende, den Durchtritt von Nahrung begünstigende Dehnung des Sarcolemma (der Muskelfaserhaut) als die Ursache hingestellt (s. S. 305) und in gleicher Weise die Inactivitätsatrophie aus dem Ausbleiben dieser günstigen Dehnung zu erklären versucht hat, erscheint schon an sich nicht sehr berechtigt, ganz abgesehen davon, dass es schwerlich gelingen möchte, dasselbe leistende accessorische Momente für die anderen Elementartheile, die Ganglienzellen, Nervenfasern, Knochen etc. aufzufinden. Es ist gewiss verdienstlich, nach solchen Momenten zu suchen und sie zu erwägen, aber sie können bei so allgemeinen Erscheinungen doch mehr nur die Bedeutung accessorischer Hülfsmomente haben.

dar. Die Anlage der typisch gelagerten Hauptstämme ist ja auch als selbstständig vererbt und nicht blos in Anpassung an Bedarf erfolgend anzusehen. Ebenso giebt es vererbte, bestimmt localisirte Gefässatrophien wie z. B. der Verschluss des Ductus Botalli, des Ductus Arantii, des ersten und dritten Aortenbogens und vieler embryonaler Venen etc.; wenn blos die hämodynamischen Verhältnisse bestimmend wären, müssten alle diese Gefässe lebenslänglich offen und wohl erhalten bleiben. Doch scheint der Mechanismus dieser Obliteration manchmal, z. B. bei dem Ductus Botalli durch äussere Momente ausgelöst zu werden. F. Schanz (Pflüger's Arch. Bd. 44, S. 239—269) glaubt dagegen bezüglich des Ductus Botalli, dass die bei den ersten Athemzügen entstehende Dehnung desselben die allein genügende Ursache für die Wucherung in seiner Wandung und für die Obliteration sei.]

Digitized by Google

So lässt sich denn weder die „Activitätshypertrophie" noch die „Inactivitätshypertrophie", noch die Entstehung des „functionellen Structurdetails" aus der Regulation der Blutzufuhr ableiten. Die Entstehung dieser Verhältnisse als Folgen der directen oder indirecten „trophischen Wirkung des functionellen Reizes" gewinnt dadurch eine noch grössere Wahrscheinlichkeit.

Es bleibt damit auch für die Activitätshypertrophie, für die Uebercompensation, welche dieses selbe Structurdetail ausbilden hilft und die Organe blos nach den die Hyperfunction leistenden Dimensionen vergrössert, die einzige Ursache die trophische Wirkung des functionellen Reizes. Denn da die Theile ohne letzteren nicht thätig sind und bei gänzlicher Fernhaltung desselben sogar rasch entarten, in seiner Anwesenheit aber hypertrophiren, so muss, da zudem die Ernährung keine passive, durch die Nahrungszufuhr verursachte ist, diese Hypertrophie nunmehr als eine Folge der Stärkung der Lebensprocesse durch die Reizwirkung angesehen werden.

Schliesslich erfreuen sich ja auch die trophischen Wirkun- [**161**] gen der Reize im Allgemeinen einer verbreiteten Anerkennung. So sagt Virchow:[1])

„Wir haben es in der Hand, sowohl die ganzen Individuen, als insbesondere einzelne ihrer Organe und Systeme auszubilden und damit die individuellen Eigenthümlichkeiten nach dieser oder jener Richtung zu entfalten."

„Unter den Mitteln, Menschen mit mehr Fleisch, Blut und Nervenmasse zu ziehen, sind vor allem entscheidend die Reize, die Erregungsmittel. Ohne Reiz giebt es keine organische Arbeit, keine Aufnahme von Bildungsstoffen, keine Entwickelung."

„Salze, Gewürze, gewisse Spirituosen und flüchtige Stoffe bringen den Organen eine Erregung, welche sie zur Stoffaufnahme bestimmt, welche ihre innere und äussere Thätigkeit wachruft."

„Mechanische Anstösse, die Einwirkung des Lichtes, der Wärme, der Electricität und zahlreiche andere Einflüsse, welche die empfin-

[1]) Deutsche Jahrb. f. Politik und Literatur. Bd. 6. 1863. S. 349.

Digitized by Google

denden Nerven oder die circulirenden Säfte oder die Gewebe selbst treffen, üben die gleiche Wirkung. Vor allem ist es die geistige Erregung, welche die grössten Resultate giebt (nicht blos das Denken, sondern auch das Thätigsein, Willensimpulse)." [Siehe auch Nr. 7, Seite 139.]

Résumé.

Es war im Capitel über den Kampf der Theile deducirt worden, dass lebensthätige Substanzen, welche auf Reizwirkung nicht blos die functionelle Veränderung erfahren, sondern zugleich auch in ihrer Fähigkeit, Nahrung aufzunehmen und zu assimiliren, gekräftigt würden, aus allgemein dynamischen Gründen in den Organismen im Kampf der Theile die Herrschaft, die Alleinexistenz erlangen müssten, sobald sie einmal in Spuren in den [**162**] Organismen aufgetreten wären. Da Ursache vorhanden war, zu vermuthen, dass diese Eigenschaften nicht blos physiologisch, sondern auch morphologisch von grosser Wichtigkeit sein würden, so unternahmen wir es, den Nachweis zu versuchen, dass solche theoretisch annehmbaren Substanzen auch wirklich entstanden seien, und thatsächlich in den Organismen existiren.

Zu diesem Nachweise mussten wir getrennte Wege einschlagen für die beiden Hauptgruppen der den Organismus zusammensetzenden Theile. Für die Stützsubstanzen, insbesondere für die Knochen und für die Bindegewebsbildungen, konnten wir darauf hinweisen, dass in der quantitativen Ausbildung der bezüglichen Organe und in der inneren Structur und äusseren Gestalt derselben, sowie in ihrem Verhalten in pathologischen neuen Verhältnissen eine Identität der Leistungen dieser Gewebe mit den theoretisch ableitbaren nothwendigen Leistungen der angenommenen Substanz besteht. Diese Identität schloss bei der Vielgestaltigkeit der Leistungen, in der sie sich offenbarte, ein zufälliges Zusammentreffen in Folge anderer, abweichender Ursachen aus, so dass wir aus dieser Identität der Leistungen auf eine Identität der Eigenschaften der Stützsubstanzen mit der angenommenen Qualität schliessen konnten.

Digitized by Google

Für die Arbeitsorgane, für deren Structur in Folge des Unbekanntseins der Gestalt der Reize keine eventuelle Uebereinstimmung mit der eventuellen Reizgestaltung nachweisbar ist, schlugen wir einen anderen, ebenso sicheren Weg ein, welcher durch die Experimente vieler ausgezeichneter Forscher geebnet war. Die Schilderung der Wirkung, welche Fernhaltung des functionellen Reizes auf diese Organe ausübte, zeigte uns, dass dabei in diesen Organen Entartung, Rückbildung, Schwund der specifischen Theile entstand, und daher mussten wir dem functionellen Reiz eine erhaltende, also auch die Assimilation stärkende Wirkung zuerkennen.

[**163**] Schliesslich erörterten wir die öfter ausgesprochene und auf den ersten Blick nicht unwahrscheinliche Annahme, dass die Activitätshypertrophie und die Inactivitätsatrophie blos Folgen der die Function begleitenden Hyperämie, resp. des Ausbleibens der letzteren mit dem Ausbleiben der Function seien. In Folge der fundamentalen Bedeutung dieser Annahme und in Folge der Schwierigkeit, die Einzelwirkung zweier fast immer gleichzeitig auftretender Factoren zu beurtheilen, wurde näher auf die erstere Annahme und auf das ihr zu Grunde liegende Problem der Ernährung der Theile eingegangen. Es zeigte sich dabei, dass die Ernährung keine rein passive, einfach durch die Zufuhr des Nahrungsmateriales bedingte sein kann, sondern dass sie von den inneren Zuständen der Zellen abhängen muss, in der Weise, dass die letzteren fähig sind, bei Vergrösserung der Nahrungszufuhr durch die Blutgefässe eine grössere Aufnahme zu verweigern und bei Verringerung der Nahrungszufuhr die Aufnahme eventuell zu vergrössern oder constant zu erhalten, und bei constanter Nahrungszufuhr bald mehr, bald minder Nahrung aufzunehmen und zu assilimiren. Ausserdem sahen wir, dass die Blutzufuhr zu den Organen im Embryo in irgend einer Abhängigkeit von den Zuständen der specifischen Theile derselben stehen muss, so dass die letzteren fähig sind, die Blutzufuhr zu sich auf irgend einem Wege nach ihrem Verbrauche selbst zu reguliren. Ein Gleiches wurde auch für die durch Nervenvermittelung bewirkte Regulation der Blutzufuhr im späteren embryonalen und postembryonalen Leben wahrscheinlich.

Digitized by Google

Nachdem dadurch der einzig entgegenstehenden Ansicht der Boden entzogen war, konnte die Activitätshypertrophie nicht mehr als eine Wirkung der functionellen Hyperämie und ebensowenig die Inactivitätsatrophie als eine Folge des Ausbleibens derselben aufgefasst werden, sondern die erstere erwies sich als eine Folge der Stärkung der Assimilationsfähig- [**164**] keit durch den functionellen Reiz, letztere als Folge der Schwächung derselben durch das Ausbleiben dieses Reizes. Die functionelle Hyperämie dagegen erschien nur als eine begünstigende, vielleicht aber nicht einmal unerlässliche Vorbedingung der functionellen Hypertrophie.

So ist mit dem Nachweise der trophischen Wirkung des functionellen Reizes „die functionelle Anpassung" in ihren beiden bekannten Gruppen von Leistungen in der Wirkung des vermehrten und des verminderten Gebrauchs, sowie in der neu aufgestellten Gruppe der „functionellen Structur" der Organe auf ein mechanisches Princip zurückgeführt. Daher ist ihre hervorragende, direct das Zweckmässige bis in's feinste Structurdetail, ja bis auf's letzte lebensthätige Molekel schaffende und die angemessensten Grössenverhältnisse hervorbringende Wirksamkeit nicht mehr als eine teleologische, sondern als eine mechanische aufzufassen.

IV.

Differenzirende und gestaltende Wirkungen der functionellen Reize.

Es ist der Geist, der sich den Körper schafft. Schiller.
La fonction fait l'organe. Guérin.

[**165**] Dieses Capitel stellt entsprechend seiner Ueberschrift die Folgerungen dar, welche sich aus dem in den vorhergehenden Capiteln II und III Dargelegten ableiten lassen. Als Consequenzen selbst noch der Anerkennung bedürfender Ausführungen können diese Folgerungen

Digitized by Google

natürlich nur einen untergeordneten Werth haben und sie sollen nur dazu dienen, zu zeigen, wohin das von mir in die Morphologie eingeführte Princip der directen oder indirecten trophischen Wirkung der functionellen Reize resp. der Ausübung der Function etwa führen kann, und zur Inangriffnahme mit den Mitteln unserer Zeit lösbarer, neu sich ergebender Fragen anregen.

Kein Geschehen kann einseitig bedingt sein; jede Aenderung eines Zustandes muss durch eine hinzukommende ändernde Kraft hervorgebracht werden. So auch die Differenzirung der Organismen, sowohl die gestaltliche im engeren Sinne, wie auch die sogenannte qualitative oder gewebliche.

A. Qualitative Wirkung der functionellen Reize.

1. Wir wollen zunächst die qualitative Differenzirung also die Ausbildung der Grundqualitäten, die **Entstehung der Gewebe**, zu erörtern suchen.

Jede Gewebsart muss ursprünglich ihre besondere erste Entstehungsursache gehabt haben. Es ergiebt sich daraus die Frage, ob sie dieselbe heut zu Tage noch haben müssen, oder ob gegenwärtig alle Qualitäten einfach durch Vererbung direct über- [**166**] tragen werden.

Die Vererbung als Uebertragung der chemischen Qualitäten der Eltern auf die Kinder als Theilstücke derselben ist kein Problem mehr, sondern eine mechanische Nothwendigkeit[1]). Dass sie letzteres trotz des Stoffwechsels ist, bewirkt die Assimilation; denn diese ermöglicht die Uebertragung des Gesetzes der Trägheit von den einfachen physikalischen Processen auf mit Stoffwechsel verbundene Processe. Das Problem ist also statt der Vererbung vielmehr die Entwickelung, die Hervorbildung des chemisch und morphologisch Differenzirteren aus dem Einfacheren ohne differenzirende äussere Einwirkungen,

[1]) Die Irrthümlichkeit dieses Satzes ist bereits S. 208 Anm. erwähnt worden. Statt dessen müssen wir sagen: In Folge der auf mehr oder weniger vollkommener Assimilation beruhenden Continuität des specifisch structurirten Keimplasson, von welchem die Eltern selber blos einen früher entwickelten Theil darstellen und in Folge des Umstandes, dass die „typische" Ontogenese durch Selbstdifferenzirung dieses Keimplasson sich vollzieht, ist, von Störungen abgesehen, die Gleichheit resp. Aehnlichkeit der Eltern und Kinder eine mechanische Nothwendigkeit (s. S. 203, 207 u. Nr. 6, S. 807).]

Digitized by Google

blos unter Zufuhr von Nahrungsmaterial[1]). Dabei ist natürlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass blos einige [z. B. epithelialen] Gewebe rein in Folge der vererbten Entwickelungsfähigkeit sich differenziren, während andere Gewebe, so vielleicht [grossen Theils] die Stützsubstanzen, secundär durch Einwirkung seitens der ersteren aus dem embryonalen Blastem differenzirt werden[2]).

Wir wissen aber noch nichts über die Art, wie solche beiderlei Vorgänge möglich sind, und wie sie in ihrem Wesen ablaufen; denn was wir beobachten, ist blos der Verlauf der äusseren Erscheinungen. Da die Veränderungen am erwachsenen Menschen nur [?] durch äussere umgestaltende Einwirkungen vor sich gehen, die embryonalen Differenzirungen dagegen ohne oder fast ohne solche differenzirende Reize stattfinden, so ist Veranlassung, anzunehmen, dass letztere Resultate auf eine, wenn auch sicher gesetzliche, so doch andere und uns zur Zeit unverständliche Weise hervorgebracht werden. Das Wesen der embryonalen Differenzirung und ihre physikalisch-chemischen Einzelursachen sind uns daher zur Zeit gänzlich verschlossen. Es hat demnach keinen Zweck, sich des Weiteren darüber zu ergehen.

Es bleibt ferner die Frage nach den vormaligen, phylogenetischen Ursachen der Gewebsdiffenzirung; aber auch für die Beantwortung dieser Frage sind die thatsächlichen [**167**] Unterlagen sehr gering; wir werden uns daher mit sehr hypothetischen Erwägungen begnügen müssen.

Ueber die wirklichen Ursachen der vormaligen Gewebsdifferenzirung sind wir ohne alle Kunde; aber wir haben noch heut zu Tage Gelegenheit, das Entstehen einiger derartiger Differenzirungen in Folge äusserer Ursachen zu beobachten.

[1]) Hier ist das Princip, dass die Entwickelung des befruchteten Eies (NB. frei lebender, nicht normaler Weise an den Boden fixirter Thiere) im Wesentlichen „Selbstdifferenzirung" ist, welches erst später von mir experimentell erwiesen wurde (s. Nr. 19) bereits präcis ausgesprochen.]

[2]) Diese Stelle würde in der später von mir eingeführten Terminologie lauten: Einige Gewebe, wohl die epithelialen und Muskeln, entwickeln sich mehr durch „Selbstdifferenzirung", andere, vielleicht die Stützsubstanzen, entwickeln sich mehr durch von den ersteren „abhängige Differenzirung."]

Digitized by Google

So sehen wir nach einem Knochenbruche in der grossen Entzündungsmasse, wenn die Knochenenden nicht genügend fixirt sind, nicht blos Knochen-, sondern auch Knorpel- und Bindegewebsbildung auftreten, welche bei öfterer Bewegung der Bruchenden gegeneinander zur Entstehung einer Pseudarthrose, eines „falschen Gelenkes" führen. Diese Ausbildung specifischer Gewebe aus einer noch indifferenten Anlage unter bestimmten Bedingungen ist ein Princip, welches histiogenetisch und [NB. sofern es Vererbung erworbener Eigenschaften giebt] auch vergleichend-anatomisch von der grössten Wichtigkeit ist; denn er würde uns eine discontinuirliche Entstehung der Bildungen gleichen Gewebes, z. B. der knorpelig vorgebildeten Scelettheile, anzunehmen gestatten und so in dem gewählten Beispiele den Befund von E. Fick[1]) erklären, dass die Rippen im Embryo von Tritonen sich von vorn herein getrennt von dem Axenscelet knorpelig anlegen, also nicht erst durch secundäre Abgliederung ihre Selbstständigkeit erlangen.

Auch entsteht öfter Knochen im Bindegewebe an Stellen, welche häufig gedrückt oder geschlagen werden, so die sogenannten Exercierknochen[2]) und Reitknochen[3]).

Alle solche Metamorphosen von Geweben sind für uns sehr bedeutungsvoll; denn wir sehen hier wirkliche Differenzirungen des einen Gewebes aus dem andern und zwar nicht zufolge der Vererbung, wie bei der Neubildung eines abgeschnittenen [**168**] Auges aus dem Stumpf des Tentakels einer Schnecke, sondern ohne Mitwirkung typisch localisirter Vererbung durch äussere Einwirkungen. Aber die so constatirbaren Gewebsdifferenzirungen in Folge bekannter (äusserer) Ursachen beschränken sich vor der Hand nur auf Umbildungen der verschiedenen Bindesubstanzformen in einander.

Kann somit auch über die vormaligen Ursachen der phylogenetischen Gewebsdifferenzirungen, da letztere gegenwärtig vererbt

1) His und Braune, Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgesch. 1879. S. 37. Bestätigt von C. Hasse u. G. Born im Zool. Anzeiger 1879. Nr. 21.

2) Virchow, Die krankhaften Geschwülste. Bd. II.

[3) Ueber die Entstehungs- und Erhaltungsbedingungen von Knorpel- und Bindegewebe s. Bd. II, S. 227 u. f.]

Digitized by Google

werden und uns jegliches Verständniss für die Selbstdifferenzirung im Embryo fehlt, heut zu Tage nichts Sicheres festgestellt werden, so erscheint es doch nicht überflüssig, noch einige weitere Betrachtungen darüber anzustellen (s. Bd. II, S. 231).

Die verschiedenen Gewebe werden von verschiedenen functionellen Reizen getroffen, welche eine chemische Umänderung in den Zellen derselben hervorbringen können, sei es nun eine Erregung, welche mit Stoffumsatz in der Form des Verbrauches verbunden ist, wie bei den Muskel-, Ganglien-, Nerven- und Sinneszellen, oder eine Erregung, welche vorwiegend mit Ausscheidung einhergeht, wie bei den Drüsen unter Abscheidung des Secretes, und bei den Stützsubstanzen unter Abscheidung von Intercellularsubstanz.

Es liegt uns nun daran, zu erörtern, ob diese, die specifische Function veranlassenden Reize bei der ursprünglichen Gewebsdifferenzirung, sei es auch nur züchtend, mitgewirkt haben können, ob also auch hier eine Art functioneller Selbstgestaltung stattgehabt haben kann; oder ob die Entstehung der entsprechenden Verschiedenheiten ganz allein auf zufällige Variationen der Organismen und Erhaltung der Varietäten durch den Nutzen für das ganze Individuum, also rein auf DARWIN's und WALLACE's Principien zurückzuführen sind. Hierbei wird uns das im II. Capitel über den Kampf der Theile Entwickelte zu statten kommen, und wir werden uns [**169**] mehrfach darauf zu beziehen oder dasselbe zu wiederholen haben.

Wenn z. B. einmal durch zufällige Variation in einigen Zellen der Körperoberfläche niederer augenloser Thiere lebensthätige Verbindungen entstanden waren, welche auf Licht in irgend einer Weise reagirten, sei es, dass sie dasselbe aufnahmen oder vermittelst Farbstoffkörnchen in Wärme umsetzten, oder sonstwie dadurch alterirt wurden, so war dies in dreierlei Weise möglich. Entweder wurde der Lebensprocess der noch indifferenten, an keinen anderen Reiz besonders angepassten und durch ihn erhaltenen Zelle durch das Licht in seiner Regenerationsfähigkeit, in der Assimilation, geschwächt; dann musste er im Kampf der Theile zu Grunde gehen, allmählich eliminirt werden, wie wir oben dargelegt haben. Oder

Digitized by Google

die Vitalität der Verbindung wurde durch das Licht nicht alterirt, dann konnte sie bestehen bleiben. Oder drittens, es wurde dadurch die Assimilation gestärkt; dann musste sich die Substanz den Sieg erringen und sich ausbreiten, soweit nicht andere ebenso kräftige Substanzen der Nachbarschaft Widerstand zu leisten vermochten.

Indessen ist die Wahrscheinlichkeit schon des Vorkommens für diese drei Fälle nicht gleich gross, was nicht unwichtig ist, zu berücksichtigen. Der mittlere Fall, dass die Substanzen durch das Licht nicht im geringsten in ihrer Lebenskraft alterirt werden, ist blos ein Specialfall aus der Mitte der unendlichen Reihe der Möglichkeiten und als solcher, mathematisch gesprochen, höcht unwahrscheinlich, ganz abgesehen von dem fortwährenden Wechsel des Geschehens. Denn ebenso wie ein labiles Gleichgewicht sich in der Natur nicht als dauernder Zustand findet, eben so wenig kann eine solche Substanz in dem Wechsel alles Geschehens bestehen, sofern sie nicht durch besondere regulatorische Ursachen fortwährend erhalten wird.

[**170**] Die beiden anderen Möglichkeiten dagegen haben, principiell betrachtet, gleiche Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens, aber nicht ihrer Erhaltung. Die erstere, diejenige, dass das Licht die Assimilation schwächend beeinflusst, hat, wie wir sahen, schon keine Chance, erhalten zu werden, gegenüber dem Specialfalle der Einflusslosigkeit des Lichtes und noch weniger natürlich gegenüber dem dritten, in welchem das Licht die Lebensfähigkeit erhöht. Daraus ergiebt sich, dass, während die Entstehung durch eine dauernd oder wiederkehrend einwirkende lebendige Kraft ungünstig und günstig beeinflusster Assimilationssubstanzen ceteris paribus gleich wahrscheinlich ist, doch blos die letztere Art erhaltungsfähig und damit auch steigerungsfähig ist. Diese mathematische Wahrscheinlichkeit des Vorkommens, verbunden mit der ausschliesslichen Möglichkeit der Erhaltung des Stärkeren im Kampf der Theile, giebt meiner Meinung nach derartigen theoretischen Betrachtungen schon einen gewissen positiven, nicht blos heuristischen Werth [1]).

[1]) Herr Professor C. Hasse in Breslau, dessen Vorlesung über Sinnesorgane ich während der Abfassung dieser Schrift besuchte, äusserte darin die

Digitized by Google

Im vorliegenden Falle folgert also, dass in noch indifferenten Zellen bei Variationen es leichter möglich ist, dass Processe auftreten, welche durch Reize alterirt werden, und dass von ihnen nur derartige erhaltungsfähig sind und daher in den gegenwärtigen Zuständen sich vorfinden können, welche durch den Reiz in ihrer Assimilation gestärkt werden.

Der Kampf der Theile ist damit ein Princip der Züchtung von Lebens-Processen (s. lebensthätigen Substanzen) in den Organismen, welche durch die lebendigen Kräfte der umgebenden Natur immer mehr gestärkt werden, also auch immer mehr darauf reagiren.

Die Möglichkeiten solcher Verbindungen sind natürlich ausserordentlich mannigfaltige; und der Kampf um's Dasein der Individuen wird aus ihnen, wie oben dargelegt, blos diejenigen auslesen und der definitiven Erhaltung überliefern, welche sich in ihm als auch für das Ganze nützlich bewährt haben. So z. B. bei den [**171**] Pflanzen solche Verbindungen, welche das Licht am vollkommensten verzehren, bei den Thieren in den Zellen der Netzhaut dagegen Qualitäten, welche dasselbe am vollkommensten aufnehmen [also den Namen Sehsubstanzen verdienen], aber am wenigsten verzehren und zur Weiterleitung zum Gehirn am besten vorbereiten, so dass die Sehfähigkeit des Individuums eine möglichst scharfe wird. Es ist somit durchaus nicht ausgeschlossen, dass auch für denselben Reiz verschiedene Qualitäten sich ausbilden und in immer weitergehender Weise durch ihn gezüchtet werden können, wenn einmal durch Variation verschiedene Substanzen aufgetreten sind, welche durch ihn erregt werden.

In gleicher Weise musste an alle specifische Formen der lebendigen Kräfte der Natur, welche oft oder dauernd genug vorkamen, Anpassung der Organismen eintreten, so lange die letzteren noch genügend variirten, so lange sie also noch nicht durch Ausbildung von Selbstregulationen zur Erhal-

---

Auffassung, dass die Sinneszellen durch die äusseren Einwirkungen entstanden seien, ohne weiter auf das „Wie" einzugehen, während wir hier annehmen, dass von zufällig entstandenen Substanzen die unter diesen Einwirkungen dauerfähigsten im Kampfe der Theile gezüchtet wurden.]

Digitized by Google

tung der specifischen Natur eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen alterirende äussere Einwirkungen und damit die jetzige ziemlich erhebliche Constanz der Art erlangt hatten, wie wir sie den heut zu Tage lebenden Wesen von den Protisten bis zum Menschen zuschreiben müssen[1]).

So ist es erklärlich, dass es Organismen giebt, welche besondere Aufnahmeorgane für alle specifischen, häufiger in der Natur vorkommenden Kraftformen, für Licht-, Wärme-, Schall-, chemische und Massenbewegung haben; und wenn electrische Bewegung verbreiteter, dauernder und in nicht zu heftiger Intensität in der freien Natur vorkäme, so würde jedenfalls auch für sie ein besonderes Perceptionsorgan ausgebildet sein.

Es sei hier, um Missverständnissen vorzubeugen, parenthetisch erwähnt, dass natürlich die Production lebendiger Kräfte durch die Organismen, also die Production von Massen-, Wärme-, Licht- und electrischer Bewegung, etwas ganz anderes ist als die Anpassung an einwirkende lebendige Kräfte, und dass erstere daher nicht hierher gehört.

[**172**] Ob nun für jede Schwingungsgeschwindigkeit innerhalb einer Kraftform, z. B. der Lichtbewegung, eine besondere Anpassung gezüchtet worden ist, hing natürlich ausser von den möglichen molecularstructurellen Qualitäten von dem Nutzen solcher Einzelanpassung für das Individuum ab.

Wenn das Individuum fähig war, mit drei differenten Organen die ganze Schwingungsreihe einer Kraftform zu percipiren, sie alle auf diese drei Componenten zu reduciren, so war damit seinem Bedürfniss genügt.

Da es jedenfalls für die Thiere von grossem Nutzen sein musste, für alle Kraftformen, welche den Raum durchströmen und welche daher Beziehungen zwischen fernen Theilen

[1]) Es ist also anzunehmen, dass diejenigen Lebewesen, welchen diese höheren besonderen Differenzirungen jetzt noch abgehen, von Vorfahren abstammen, in deren Keimplasson zu frühzeitig zur Verhinderung qualitativer Variationen geeignete Selbstregulationen entstanden waren, wodurch die daraus hervorgehenden Individuen von weiterer Differenzirung und Entwickelung ausgeschlossen wurden.

Digitized by Google

zu vermitteln vermögen, (indem jeder entgegenstehende Theil die Kraftformen nach seiner eigenen Natur mehr oder weniger aufnehmen und modificiren, also ihm erkennbare Zeichen seiner Anwesenheit aufprägen muss), aufnahmsfähige Substanzen zu besitzen, so war es selbstverständlich, dass von den Anpassungen, welche beim Vorkommen geeigneter Variationen durch den Kampf der Theile für alle vorhandenen Kraftformen gezüchtet wurden, [dass von allen entstandenen Sinnessubstanzen als: Seh-, Hör-, Schmeck-, Riech-, Tast- und Wärmeaufnehmungssubstanzen,] der Kampf der Individuen bestimmte auslas, und dieselben allmählich zu immer höherer Vollkommenheit der Wahrnehmung des äusseren Geschehens züchtete. [Die Bildung aus verschiedenen Geweben aufgebauter, besonders structurirter Sinnesorgane stellt dagegen zusammengesetztere Vorgänge dar, an welchen die später zu erörternden gestaltenden Wirkungen der functionellen Anpassung neben Züchtung formaler Variationen betheiligt sind.]

Da wir aber für die theoretisch als möglich anzunehmenden Schwingungen, welche schneller sind als die des ultravioletten Lichts, keine Organe haben, obgleich dies doch von Nutzen wäre, so können wir daraus vielleicht rückwärts schliessen, dass derartige Kraftformen, wenn überhaupt, nur sehr schwach oder sehr selten vorkommen. Die Ursache ihres Fehlens könnte man vielleicht in der Grösse der Molekel oder in den Spannungsverhältnissen des sie verbindenden Mediums etc. erblicken, welche raschere Schwingungen als etwa 800 Billionen in der Secunde nicht gestatten. Es ist aber auch die andere Möglichkeit, welche wir z. B. gleich für unseren Mangel an Wahrnehmungsfähigkeit der [**173**] ultravioletten, chemisch wirksamen Strahlen des Lichts annehmen müssen, dass die organische Materie mit den vorhandenen Elementen der Erde nicht im Stande war, aus diesen Schwingungen eine durch Nerven fortleitbare Bewegung herzustellen oder sie durch organische Substanzen unabsorbirt hindurch gehen zu lassen[1]).

[1]) Die ultrarothen Schwingungen wurden aber schon als Wärmeschwingungen percipirt, und an sie schliessen sich wohl in ihrer Geschwindigkeit an die electrischen Schwingungen, die andererseits bis unter die obere Zahl der Schallschwingungen

Digitized by Google

Sehr verschiedenartig unter sich sind sowohl die chemischen als die sogenannten mechanischen Kraftformen (der Massenbewegungen) und daher sind auch die Anpassungen, welche für sie existiren, sehr mannigfache.

Für die Wirkung chemischer Kräfte ist die physikalische Vorbedingung innerhalb der beiden Gruppen in derartige Wirkung zu einander tretender Stoffe, der flüssigen und der gasförmigen, dieselbe: molecularer Contact, und daher bestehen im Wesentlichen blos zwei Organformen für die chemischen Perceptionen. Aber wie die chemischen Qualitäten verschieden sind, so sind auch die Anpassungen daran verschieden. Und wenn wir auch noch kein Verständniss dafür haben, wie die derartigen Empfindungen stattfinden, so ist doch bekannt, dass wir tausende von verschiedenen Geschmacks- und Geruchsqualitäten empfinden können, welche anscheinend nicht derartig gruppirt und zerlegt werden können, dass man sie auf eine Minderheit von Elementarempfindungen zurückführen könnte, wie die Klänge und die Farben.

Die meisten specifischen Sinneselemente haben zunächst ein Aufnahmestück für die Sinnesbewegung, das Sinneshaar, dessen Entstehung und Differenzirung in zweierlei Weise gedacht werden kann, je nachdem dasselbe als Cuticulargebilde und dem Stoffwechsel entzogen, also gleichsam blos mechanisch fungirend, oder als lebend und durch die Erregung chemisch verändert aufgefasst wird. Im letzteren, nach unserer Ansicht wahrscheinlicheren Falle, kann es die Substanz des Sinneshaares selber sein, welche vom Sinnesreiz verändert und gekräftigt worden ist und daher proportional dieser Kräftigung sich entfaltet hat [**174**] und selbstständig durch grössere oder geringere Nahrungsaufnahme, sei es aus ihrer zugehörigen Zelle oder aus der Umgebung,

herabgehen. Also wahrnehmbar sind alle Aetherbewegungen von der genannten oberen Grenze abwärts, nur haben wir für den grössten Theil nicht besondere Sinnesorgane. Dies wird wohl weniger damit zusammenhängen, dass diese Schwingungen viel seltener vorkommende Kraftformen waren, als dass die vielleicht zufällig zuerst entstandene, zur kräftigen Reaction auf Licht geeigneten Substanzen nach Bildung des ersten bildbildenden Apparates die Anwesenheit der anderen Körper in so genügendem Maasse vermittelten, dass danach entstandene, durch andere Schwingungen erregbare Reactionssubstanzen keinen besonderen Nutzen mehr gewähren und daher nicht durch Individualauslese gezüchtet werden konnten.]

Digitized by Google

sich regenerirt und vielleicht auch wächst. Letzteres, das Wachsthum des Sinneshaares, wird auf diese Weise natürlich nur innerhalb sehr enger, zugleich zweckdienlicher Grenzen möglich sein, da ein zu starkes Wachsthum theils die perceptionsfähige Gestalt der Sinneszelle oder des Sinnesorganes im Ganzen stören würde. So ist es verständlich, dass in den Sinnesorganen Substanzen gezüchtet worden sind, welche, wenn überhaupt, so nur in einem Minimum der Uebercompensation fähig sind. Die letzterwähnte Art der Entstehung des Sinneshaares aus einem durch zufällige Variationen aufgetretenen lebensthätigen Fortsatz der Zelle wäre die einfachste; und wir haben auch durch die Untersuchungen von W. Kühne[1]) Stoffwechselerscheinungen in den Sehstäbchen kennen gelernt, welche sich in Aufquellung derselben bei der Thätigkeit äussern. Im Falle cuticularer Bildung dagegen ist das Sinneshaar blos eine Ausscheidung der Sinneszelle und müsste, obgleich an sich todt, durch Auslese aus verschiedenen Variationen im Kampf um's Dasein unter den Individuen nach Darwin, also ohne direct züchtende Wirkung des Kampfes der Theile die Fähigkeit erlangt haben, den Sinnesreiz aufzunehmen.

Indem der Sinnesreiz die Sinneszelle durchläuft, wird seine Qualität eine Aenderung erfahren, und es scheint daher nicht auffallend, dass diese neue Qualität wieder ein besonderes Organ, die nächstfolgende Ganglienzelle gezüchtet hat. So können durch ursprünglich vorhandene Uebercompensationsfähigkeit der Sinneszelle, welche zur Vermehrung führte, mehrere Zellen hinter einander entstanden sein, welche von verschiedener Qualität sind und den Reiz beim Durchlaufen allmählich in der für die Gehirnganglienzellen nöthigen Weise metamorphosiren, wie wir das von den drei Ganglienzellenschichten der [175] Netzhaut uns vorstellen können[2]). Ihre Natur ist schon so different, dass sie ebenso wie auch der Sehnerv selber nicht durch Licht direct erregbar sind; ein Verhalten, welches auch bei den

[1]) Hermann's Handb. d. Physiologie des Gesichtssinnes. S. 310.

[2]) Auf Grund des neueren Ergebnisses, dass die Ausläufer der Ganglienzellen nicht in continuirlicher Verbindung mit anderen Ganglienzellen stehen, sondern dass blos eine Contiguität vorhanden ist, muss diese letztere Ableitung natürlich eine Aenderung erfahren.]

Digitized by Google

anderen Sinnesorganen insofern wiederkehrt, als die Erregbarkeit der leitenden Theile für den specifischen Reiz entweder ganz fehlt oder eine vielmal geringere ist als die des Endorganes. An dem Umstand, dass nicht in allen Sinnesorganen der Reiz mehrere Ganglienzellen zu durchlaufen hat, wird ebensowohl oder noch mehr die Auslese im Kampfe der Individuen als der Theile betheiligt gewesen sein; wie ja stets beide Kampfesarten beim Eintritt einer Neuerung gleichzeitig in züchtende Thätigkeit treten müssen, sodass jede einzelne Kampfesart immer blos Eine Compenente der Züchtung darstellt.

Ebenso wie die von aussen auf den Organismus einwirkenden Reize sich bestimmte Reactionssubstanzen im Kampfe der Theile züchten konnten, von welchen der Kampf der Individuen blos die dem Ganzen nützlichen auslas, in der gleichen Weise konnten auch die vom Organismus selber „producirten" lebendigen Kraftformen, Reize sich Reactionssubstanzen züchten, von welchen wiederum blos die nützlichsten durch Auslese der Ganzen erhalten wurden: die glatten und die quergestreiften Muskeln, die Drüsenzellen und die Bindesubstanzen.

Auf die chemischen Reize, welche der Organismus producirt, wollen wir noch besonders mit einem Worte hinweisen. Wie Pilocarpin auf die Schweissdrüsen direct Absonderung veranlassend wirkt, auch nach Nervendurchschneidung, ebenso können wohl chemische Bestandtheile des Blutes die Thätigkeit der Niere, des Pancreas, vielleicht auch des Hodens und der Leber anregen (siehe Seite 298). Für letzteres Organ wäre dabei der Regulationsmechanismus der Thätigkeit sehr einfach, wenn die durch das Pfortaderblut zugeführten Verdauungsbestandtheile die Erregung bewirkten. Vielleicht ist auch die Vergrösserung der Milchdrüse während [176] der Schwangerschaft auf anregende Wirkung chemischer Bestandtheile, welche aus dem Stoffwechsel des Kindes stammen, zurückzuführen. Und die Regulation der Thätigkeit der Lymphdrüsen und der Milz wird meiner Meinung nach am besten als direct durch die Beschaffenheit des Blutes vermittelt zu denken sein.

Die im Organismus wirksamen mechanischen Reize, welche

Digitized by Google

theils durch die Muskelthätigkeit, theils durch die Schwerkraft producirt, theils auch in anderer Weise von aussen her übertragen werden und die Theile bald auseinander zu ziehen, bald zu comprimiren streben, sind mannigfaltig nach Intensität, Locomotionsgrösse, Dauer, Wiederkehr und Angriffswinkel, und können danach verschiedene Reactionen des Organismus ausgebildet haben. Denn wo constant Eine bestimmte Combination dieser Eigenschaften vorkommt, wird sie im Stande sein, eine bestimmte Qualität zu züchten, wie wir das bei denjenigen Geweben, welche rein mechanischen Reizen ausgesetzt sind, bei den Bindesubstanzen sehen. Es wird ein anderer Reiz sein, welcher Knochen bildet, als der, welcher die Rippenknorpel und Gelenkknorpel am Leben erhält und vor der Zerstörung und Verknöcherung schützt. Und ebenso wird es ein anderer Reiz gewesen sein, welcher das leimgebende Bindegewebe und welcher die elastischen Fasern auf dem Wege der Züchtung im Kampf der Theile gebildet hat. Es sollen hier keine Hypothesen über die Charakterisirung der Reize für jede dieser Gewebsqualitäten ausgesprochen werden, aber sicher wird sie früher oder später versucht werden müssen, wenn die zu Grunde liegende Auffassung, dass der functionelle Reiz identisch mit dem ursprünglich differenzirenden ist oder wenigstens gegenwärtig trophisch erhaltend wirkt, Anerkennung findet[1]). Aber es wird eine sehr eingehende vergleichend-anatomische Erfahrung dazu gehören, um das Wesentliche, gemeinsame Dynamische der Bedingungen, unter welchen jede dieser Gewebsarten vorkommt, richtig zu erfassen, wenn schon die Bedingungen im einzelnen Individuum ver- [177] schieden genug sind, um dennoch vielleicht annäherungsweise das Richtige zu erkennen. Von grossem Werthe werden dabei die Uebergangszonen zwischen diesen verschiedenen Differenzirungen desselben Blastemes sein.

2. Der Grad der Anpassung des Gewebes oder der Zellen an den specifischen Reiz konnte nach dem im Capitel von dem Kampf der Theile Dargelegten ein verschiedener sein. Erstens derartig, dass der Reiz zwar die Assimilation zu stärken im

[1]) Dieselben finden sich Bd. II, S. 227.]

Digitized by Google

Stande ist, dass aber die organischen Substanzen auch ohne Reiz sich einigermassen zu regeneriren, also zu erhalten vermögen; ebenso wie wir annehmen, dass sie auch ohne Reiz sich, wenn auch langsamer, so doch continuirlich zersetzen.

Die im Capitel III erwähnten Versuche an den Muskeln, Drüsen und Nerven ergaben aber nach Reizentziehung eine so rasche Entartung der Theile, dass zweitens der Reiz als unerlässlich nöthig zur Erhaltung für dieselben angesehen werden muss. Von unseren Seelenfunctionen ferner wissen wir, aus Beispielen wie das Kaspar Hauser's, wie gering sie bleiben, wenn in der Jugend die Anregung derselben versäumt wird; und eigene Erfahrung lehrt uns, wie die Aufnahmefähigkeit durch längere geistige und sinnliche Unthätigkeit herabgesetzt wird. Daraus ist zu schliessen, dass auch für das Gehirn der functionelle Reiz zur normalen Erhaltung unerlässlich nöthig ist. Auch hatten wir Veranlassung anzunehmen, dass die matrices der Bindesubstanzen des erwachsenen Individuums physiologischer Weise keine Intercellularsubstanz absondern, wenn sie nicht gereizt werden, wenn ihnen also nicht lebendige Kraft zugeführt wird.

Es scheint daher, dass die Gewebe der höheren Thiere in ähnlicher Weise der functionellen Reize zu ihrem normalen Leben bedürfen, wie die Pflanzen des Lichtes. Ob dies auch für die niederen Thiere gilt, ist natürlich ohne entsprechende Beobachtungen nicht zu beurtheilen. Wohl aber deuten manche Thatsachen, besonders die hohe Regenerationsfähigkeit, welche nach früheren Untersuchungen und nach den jüngsten [**178**] von P. Fraisse[1]) und J. Carrière[2]) fast jeden abgeschnittenen oder ausgeschnittenen Theil aus der nächsten Umgebung wieder in seiner typischen Weise herzustellen vermag, darauf hin, dass hier die Zellen nicht durch und durch an ihre specifische Function angepasst sind, sondern dass jede, sei es im Kern oder im Protoplasma, noch einen Rest wirklichen embryonalen Stoffes [Reserveidioplasson]

[1]) Tageblatt d. 52. Versammlung d. Naturforscher etc. in Baden-Baden 1879. S. 223; und „die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien." Cassel 1885.

[2]) Daselbst, S. 225 und „Regeneration bei den Pulmonaten." Würzburg 1880.

Digitized by Google

enthält, welcher in Thätigkeit tritt, sobald und soweit er nicht mehr durch den Widerstand[1]) der physiologischen Umgebung daran verhindert wird.

Die Anpassung an den Reiz und dementsprechend auch die Abhängigkeit von demselben muss eine um so vollkommenere sein, je häufiger derselbe einwirkt. Und wenn eine Substanz gewohnt ist, täglich, stündlich erregt zu werden, so wird sie beim Ausbleiben des Reizes während mehrerer Tage mehr leiden als eine andere, welche gewohnt ist, nur selten gereizt zu werden. Diese Anpassung an die „Frequenz" des Reizes ist ein sehr wichtiges Moment. In der gleichen Weise kann auch Anpassung an eine gewohnte mittlere „Intensität" desselben stattfinden.

Knochen, welche häufiger stark gebraucht werden, wie z. B. die Extremitätenknochen, werden bei Inactivität leichter der Atrophie unterliegen, als seltener in vollem Maasse gebrauchte, wie die Schädelknochen[2]).

[1]) Eine bessere Fassung s. Nr. 28, S. 658.]

[2]) Diese Verschiedenheit hat mich veranlasst, alle die Knochenstärken der verschiedenen Scelettheile des Menschen auf die (NB. geringe) Zahl von drei Knochenerhaltungs- resp. auch Bildungs-Coëfficienten zurückzuführen, deren Grösse und Localisation im Kampfe der Theile combinirt mit dem Kampf der Individuen gezüchtet worden ist. Diese sind: „Ein allgemeinster, kleinster, für alle Knochen des Rumpfes und der Extremitäten, sowie für die Knochen des Kauapparates und der Schädelbasis, also für alle oft und andauernd intensiv gebrauchten Scelettheile. Ein zweiter bedeutend grösserer Knochenbildungscoëfficient für die gewöhnlich nur sehr schwach beanspruchten Deckknochen des Schädels, an welche aber gelegentlich, bei einem Fall oder Schlag auf den Kopf oder auch schon beim raschen Springen, sehr beträchtliche Anforderungen gestellt werden. Endlich ein dritter grösster Coefficient für das Felsenbein, der wohl acustischen Gründen seine Züchtung durch Individualauslese verdankt. Während die Knochen der ersteren Gruppe in evidentem Maasse der Activitätshypertrophie und der Inactivitätsatrophie unterliegen, scheint dies bei den beiden anderen Gruppen weniger der Fall zu sein; sie bekunden damit ein selbstständigeres, mehr von der Vererbung als von der Function abhängiges Leben." (In meiner Besprechung von O. Messerer's Buch über die Elasticität und Festigkeit der menschlichen Knochen, Breslauer ärztliche Zeitschrift vom Jan. 1882, Seite 22.)

Ausserdem giebt es aber noch Verschiedenheiten der allgemeinen Knochenbildungsgrösse der ganzen Individuen oder der Familien etc.; denn jeder weiss, dass es starkknochige und zartknochige Individuen und Familien giebt, und dass diese Knochenstärke nicht immer in Beziehung zur Stärke der Musculatur steht, also nicht von dieser durch functionelle Anpassung ableitbar ist. Da unsere Gewebe

Digitized by Google

Mögen die verschiedenen Gewebe ursprünglich in der Phylogenese durch embryonale Variation oder irgendwelche postembryonale Einwirkung entstanden sein, und mag unter letzteren der functionelle Reiz gewesen sein oder nicht, so sind die betreffenden Substanzen jedenfalls durch Einwirkung des letzteren, durch Züchtung von Reizsubstanzen unter dessen Herrschaft gekommen, da wir sie gegenwärtig von ihm abhängig erblicken. Durch ihn ist daher die formale, der Function auch bei den niedersten Wirbelthieren so auf's innigste angepasste [**179**] Ausbildung der Theile hervorgerufen worden; und wir hatten im II. Capitel Veranlassung zu der Annahme erhalten, dass auch zur gegenwärtigen formalen Ausbildung im embryonalen und postembryonalen Leben der „functionelle Reiz" für viele Theile, besonders für die Stützorgane unentbehrlich ist. Aber daraus erhalten wir keinen Anhaltepunct zur Beurtheilung darüber, ob bei der gegenwärtigen embryonalen Entwickelung die embryonale Selbstständigkeit der Theile „von selber" aufhört, weil durch Vererbung die Phylogenese in der Ontogenese von selber sich wiederholt, oder ob dieses Aufhören der selbstständigen Erhaltungsfähigkeit der Theile auch im Embryo erst „durch" die Einwirkung der functionellen Reize bedingt ist, also unter Züchtung von Reizsubstanzen stattfindet.

Sei das eine oder das andere richtig, so ist es verständlich, dass manche pathologische, also neue Knochenbildungen, Exostosen etc., mögen sie schon im Embryo sich ausbilden, oder erst später aus Resten embryonaler Substanz sich entwickeln, selbsterhaltungsfähig sind, da sie weder Wiederholung phylogenetischer Aequivalente darstellen, noch unter Reizeinwirkung kommen. So können Exostosen lebenslang an einem Knochen unverändert sitzen, welcher selber bei Inactivität der beträchtlichsten Atrophie unterliegen würde[1]).

aber immer mit mehrfacher Uebercompensation arbeiten, sind auch die relativ schwachen Knochen bei starker Musculatur gewöhnlich noch ausreichend, um den nöthigen Widerstand zu leisten.]

[1]) Doch giebt es auch viele Exostosen, welche durch Muskeln oder, bei Bewegungen, durch Bindegewebsstränge auf Druck, Zug oder Biegungen in Anspruch genommen werden; in solchen findet man unter geeigneten Verhältnissen sogar eine functionelle Structur ausgebildet (siehe Nr. 11, S. 16).]

Digitized by Google

Ebenso ist es verständlich, dass Drüsentheile, welche nie stark activ waren, welche vielleicht blos abgeschnürte Deckepithelien sind, wie der Hirnanhang, die Zirbeldrüse und die Schilddrüse, auch nach Aufhebung ihrer Function, also ohne dass sie noch wie sonst von dem Oberflächenreiz getroffen werden, dauernd leben bleiben, während andere, thätige Drüsen nach vollkommener Reizentziehung schon in wenig Wochen gänzlich atrophiren. [Diese Beispiele sind nicht mehr passend, nachdem inzwischen nachgewiesen ist, dass die Schilddrüse (und vielleicht auch die Hypophysis) wohl eine wichtige secretorische Function ausübt und dass die Epiphysis den Rest einer Augenanlage darstellt.]

Durch die Reizeinwirkung werden wir also abhängig von derselben, wie die Pflanzen abhängig vom Lichte sind und ohne [**180**] dasselbe nicht normal leben können. Letztere entwickeln sich als Embryonen im Dunkeln, aber zur späteren Entfaltung, zum späteren normalen Wachsthum bedürfen sie des Lichtes.

So können auch im erwachsenen Individuum der höheren Organismen, in denen zu dieser Zeit keine embryonalen Eigenschaften, von Regenerationssubstanzen und Geschwulstkeimen abgesehen, mehr vorhanden sind, die Theile normaler Weise blos noch durch Reizeinwirkung wachsen, denn sie sind jetzt ganz in Abhängigkeit vom Reiz gekommen.

Vollkommene Anpassung an den Reiz würde bedeuten, dass jede Substanz blos von demjenigen Reize, welcher sie physiologisch allein trifft, zur Function erregt, von ihm allein am Leben erhalten und von ihm zur Vermehrung veranlasst werden könnte. Aber so vollkommen ist die Anpassung bei keinem Gewebe gediehen; denn bekanntlich werden die Nerven und Muskeln von allen Formen lebendiger Kraft mit Ausnahme des Schalles und des Lichtes erregt, wenn auch nach Grützner[1]) nicht in gleichem Maasse. Besondere Reizversuche mit verschiedenen Kraftformen unter Messung der Quantität der zur Reizung verwendeten oder gelangenden lebendigen Kraft werden uns die Reizäquivalente und damit die verschiedenen Anpassungen an besondere Reizformen kennen lehren [siehe Nr. 7, S. 147—152].

[1]) Pflüger's Archiv. f. Physiologie, Bd. 17. 1878.

Digitized by Google

Es müssen also, um das noch besonders hervorzuheben, in dem normalen Leben aller Organe der höheren Organismen zwei Perioden unterschieden werden: 1. eine *embryonale im weiteren Sinne,* in der die Theile sich von selber entfalten, differenziren und wachsen [ohne dass die functionelle Reizung direct oder indirect dazu nöthig ist] und 2. eine des *functionellen Reizlebens*, in der das Wachsthum und bei manchen Theilen auch schon der vollkommene Ersatz des Verbrauchten nur unter Einwirkung von functionellen Reizen stattfindet[1]). Letztere Reize können dann auch Neues hervorbringen, welches [nach früherer Annahme], wenn es Generationen hindurch so erzeugt worden ist, erblich wird, d. h. ohne diese [**181**] Reize sich in den Nachkommen ausbildet, also in unserem Sinne „embryonal" wird (s. aber S. 140 u. 199).

Ebenso kann wohl auch ein „allmähliches" Sinken der Nothwendigkeit des Lebensreizes stattfinden. Denn wenn der Reiz allmählich abnimmt, kann durch Züchtung anderer Substanzen Anpassung an die geringere Frequenz und Intensität des Reizes eintreten; und so können Organe trotz verminderter Activität erhalten bleiben, wie wir das bei den Ohrmuskeln des Menschen sehen, welche, wenn überhaupt, so blos durch irradiirende Reize schwach in nicht zur Contraction genügendem Maasse erregt werden und trotzdem immer noch, wenn auch nur in sehr geringem Volumen, erhalten bleiben. Solche Erhaltung wird aber blos da möglich sein, wo das Organ keinen Kampf um den Raum zu bestehen hat, wie dies eben bei den Ohrmuskeln der Fall ist. An anderen Stellen, wo die Organe um den Raum kämpfen müssen, können weniger gebrauchte Organe nur in einem so kleinen Theile erhalten bleiben, als durch das geringe Maass der Function genügend zur Widerstandsfähigkeit gekräftigt wird, wie dieses deutlich der rudimentär gewordene, aber thatkräftige rothe Musculus plantaris der Wade des Menschen zeigt[1]).

[1]) Weiteres siehe Bd. II, S. 281].

[2]) Dasselbe gilt von Musc. palmaris brevis, welcher oft starkem Druck ausgesetzt ist. Derselbe ist aber auch bei vielen Menschen kein unthätiger Muskel und seine Function besteht nicht darin, zum Schutze unterliegender Theile zu dienen,

Digitized by Google

Die Zeit, zu welcher für jedes Gewebe und in jedem Organ die Periode des „embryonalen" Lebens aufhört und die des „Reizlebens" beginnt, ist wahrscheinlich für jeden Theil verschieden. Wir zeigten, dass die Gefässe, die Knochen und die Bindegewebsbildungen ihre normale Gestalt wahrscheinlich überhaupt nicht ganz selbstständig im Embryo ausbilden. Und zwar ist diese Abhängigkeit wahrscheinlich nicht blos eine morphologische, indem irgend ein morphologischer Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Muskels und seiner Fascie besteht, sondern eine functionelle in der Weise, dass die „dynamische Ordnung" des Faserverlaufs der Fascie sich durch die embryonale Function der Muskeln ausbildet. Das Gleiche gilt [**182**] von den Blutgefässen (s. S. 326), welche wohl neben dem Herzen am frühesten von allen Theilen ihr Reizleben beginnen. Danach folgen vielleicht die bindegewebigen Bildungen, aber wohl in den verschiedenen Organen zu verschiedener Zeit. Das Allgemeine ist, dass diejenigen Organe, welche schon im Embryo ihre specifische Function versehen, auch schon im Embryo Reizleben führen werden, nach dem Maasse dieser Function. Ob die Drüsen schon fungiren, wissen wir im Allgemeinen nicht, aber von der Niere und der Leber haben wir Grund es anzunehmen.

Wenn es nicht Thiere gäbe, welche hörend und sehend geboren werden, so könnte man nach den Beobachtungen Preyer's[1]), dass der Mensch erst mehrere Stunden nach der Geburt auf Licht und noch beträchtlich später auf Schall reagirt, glauben, dass die functionellen Reize für diese Sinnesorgane erst nöthig wären, um dieselben in functionsfähigen Zustand zu versetzen. Vielleicht auch müssen erst Nervenbahnen in den Centralorganen durch den Reiz für denselben wegsam gemacht werden. Jedenfalls aber scheint es kein Unentwickeltsein in Folge Zeitmangels zu sein in der Weise, dass durchaus vierzig Wochen und einige Tage zur genügenden Ausbildung

wie in den Lehrbüchern steht, sondern er bewegt Haut und Fettpolster des Kleinfingerballen gegen die Hohlhand und wölbt letztere so mehr, was beim Anfassen rundlicher Gegenstände wie Hammerstiel, Seil, Kegelkugel, beim Klettern nöthig resp. nützlich ist.]

[1]) Kosmos, Zeitschr. f. monist. Weltauffass. Bd. III. S. 32.

Digitized by Google

nöthig wären, denn dann müsste bei früh geborenen Kindern der Mangel sehr evident die entsprechende Zeit, zehn bis zwölf Wochen dauernd, hervortreten. Da dies nicht der Fall ist, so scheint es mir in der That annehmbar, dass diesen Sinnesorganen bei der Geburt des Menschen eine Vollendung nur in den feinsten Molecularverhältnissen fehlt, welche erst der functionelle Reiz hervorzubringen vermag [dass sie aber in der sichtbaren Structur selbstständig, das heisst hier, ohne Hülfe functioneller Reize angelegt und ausgebildet werden.]

B. Quantitative und „gestaltende" Wirkung der functionellen Reize.

Gehen wir nun nach dieser für ihren nothwendig hypothetischen Charakter etwas ausführlichen Betrachtung der qualitativen Wirkung der Reize zur quantitativen, also vor- [183] zugsweise gestaltenden Wirkung derselben über, um sie noch in einigen Eigenschaften kennen zu lernen, welche im vorigen Capitel, beim Vergleich der eventuellen Leistungen durch den Reiz gekräftigter Processe mit den thatsächlichen Einrichtungen der Organe, nicht genügend erörtert worden waren.

1. Grössenverhältnisse im Allgemeinen.

Wir hatten gesehen, dass dem functionellen Reize eine die Assimilation stärkende Wirkung bis zur Uebercompensation des Verbrauchten zukommt, und dass daher mit der Stärke oder Häufigkeit des Reizes auch seine stärkende Wirkung zunehmen müsse, womit ein Princip der zweckmässigsten quantitativen Selbstregulation der Organentwickelung gegeben war. Diese Selbstregulation wirkt in der Art, dass ein Organ durch stärkeren Gebrauch selber auch grösser und stärker und so zu grösseren Leistungen befähigt wird. Es ergiebt sich fernerhin auch, dass ein Organ, welches zur Assimilation des functionellen Reizes bedarf, bei vermindertem Gebrauch in seiner Ernährung sinken und eine Verkleinerung seines Volumens erfahren muss, welche eine höchst zweckmässige Materialersparniss darstellt (s. Nr. 10, S. 9).

Digitized by Google

Dieses Geschehen ist aber an den Stoffwechsel gebunden; und es ist morphologisch dabei einerlei, ob die Stoffzersetzung mehr oder weniger an die Function geknüpft ist, wie bei den Muskeln und Drüsen, oder etwa in einer gewissen Unabhängigkeit von ihr stattfindet, wie vielleicht bei den Stützsubstanzen. Von letzteren wissen wir eigentlich gar nichts darüber. Blos von den Knochen haben uns KÖLLIKER und WEGNER gelehrt, dass fortwährend durch besondere grosse Zellen, die Osteoklasten oder Myeloplaxen, Auflösung der Knochensubstanz an vielen Stellen des Organes stattfindet, während gleichzeitig an anderen Stellen durch andere Zellen, die Osteoblasten, Knochensubstanz neu gebildet wird, so dass also ein stetiger Stoffwechsel des Organes stattfindet; wenn er auch nicht, wie bei den Arbeitsorganen, innerhalb der Zellen sich vollzieht, sondern in gänzlicher Entfernung grösserer, fast mit blossem Auge wahrnehmbarer [184] Theile und Neubildung an deren Stelle besteht. Ausserdem wissen wir, dass in der That bei Inactivität die Knochen schwächer werden, indem die Rinde von innen her verdünnt wird, die einzelnen Bälkchen sich verdünnen und an Zahl vermindern. Eines der treffendsten Beispiele von Inactivitätsatrophie der Knochen bietet der vollkommene Schwund der Zahnfortsätze der Kiefer nach dem Ausfallen der Zähne im Greisenalter dar, durch welchen z. B. der Unterkiefer um $1^1/_2$ bis 2 cm seiner Höhe erniedrigt und dadurch zu einer runden Spange von Bleistiftstärke reducirt wird. Diese Atrophie nun lässt sich in derselben Weise erklären, wie die Atrophie der Arbeitsorgane, indem bei Mangel des functionellen Reizes weniger oder kein Knochen neu gebildet wird, während die Knochenauflösung entweder dieselbe bleibt, oder zunimmt. Welchen Gesetzen aber diese Knochenauflösung im Kampf der Osteoklasten gegen die Knochensubstanz folgt, an welchen Stellen sie stärker angreift, ob vielleicht an den Stellen, welche nicht mehr durch den Reiz getroffen werden, oder an denen, welche schon lange fungirt haben, darüber ist nichts bekannt.

Ueber den Stoffwechsel und die physiologische Regeneration des Bindegewebes haben wir gleichfalls keine Kenntniss; aber vorkommende Atrophien deuten auf einen Stoffwechsel des Gewebes

Digitized by Google

hin; und es ist vielleicht das Wahrscheinlichste, dass auch hier der Vorgang ähnlich wie bei den Knochen stattfindet, dass hier vielleicht die weissen Blutzellen normaler Weise, wie sie es bei der Entzündung pathologisch thun, die Fasern auflösen, während der verringerte functionelle Reiz der Bindegewebszellen nur in zum Ersatze ungenügendem Maasse veranlasst, neue Fasern abzuscheiden.

[Zu der Bemerkung eines Referenten (E. Krause, in Kosmos Bd. 9, 1881, S. 401), dass oft Hypertrophien der Gewebe, auch Activitätshypertrophien ebenso wie Inactivitätsatrophien nachtheilig seien, habe ich Folgendes angeführt (Kosmos Bd. 10, 1881, S. 148), was hier zur Ergänzung Platz finden kann: „Reine Inactivitätsatrophien und Activitätshypertrophien sind für die derzeitigen Leistungen des Organismus stets zweckmässig. Wenn aber die Vernachlässigung des Gebrauches eines Körpertheiles und die daraus folgende geringe Ausbildung desselben ihrem Urheber dereinst nachtheilig wird, so darf nicht der Mechanismus des Organismus, sondern nur die geringe Einsicht oder der schwache Wille des betreffenden Individuums dafür verantwortlich gemacht werden. Ersteres wäre gleich, als wollte man einen gemeinen Soldaten dafür tadeln, dass ein Offizier versäumt hat, ihm einen nöthigen Auftrag zu geben und dass er ihn in Folge dessen auch nicht ausgeführt hat. Wenn andererseits z. B. bei spinaler Kinderlähmung die Ganglienzellen im Rückenmark für bestimmte Muskelgruppen durch Krankheit zerstört worden sind, und die Gebrauchsmöglichkeit für diese Muskeln damit aufgehoben ist, so muss die eintretende Atrophie der betreffenden Muskeln und ihrer Stützorgane, der Knochen, Bänder etc. als durchaus zweckmässig angesehen werden.]

[Die Hypertrophien angehend, so trägt die Herzhypertrophie beim Vorhandensein von Herzklappenfehlern den Charakter höchster Zweckmässigkeit an sich; denn sie befähigt das Herz, die durch den Klappenfehler bedingte Vergrösserung der Widerstände zu bewältigen und so den Betrieb der Blutcirculaton unter sehr erschwerenden Umständen fortzuerhalten. Dass aber das Herz zufolge der functionellen Anpassung auch bei rein nervös veranlasster Verstärkung seiner Thätigkeit, beim nervösen Herzklopfen, mit der Zeit hypertrophisch wird, kann weniger der functionellen Anpassung zur Last gelegt

Digitized by Google

werden, sondern fällt unter den soeben bei der Inactivitätsatrophie gekennzeichneten Gesichtspunct.

Selbstständige Hypertrophien aber, wie z. B. die zuerst von AUERBACH nachgewiesene ächte Muskelhypertrophie, welche stets mit Verminderung der Leistungsfähigkeit verbunden ist, oder idiopathische Atrophien der Theile, beruhen stets auf einer krankhaften, von der von uns vertretenen, in beiden Kampfesinstanzen gezüchteten, abweichenden Qualität; und die nachtheiligen Wirkungen derselben können daher die zweckmässigen Leistungen der in diesen beiden Kampfesweisen gezüchteten Qualitäten nicht herabsetzen"].

2. Bildung der äusseren Gestalt.

Werden so alle Grössenverhältnisse in einer den physiologischen Bedürfnissen entsprechenden Weise auf dem Wege [185] der Selbstregulation ausgebildet, so geschieht das Gleiche in vielen Fällen durch dasselbe Princip mit den Gestaltverhältnissen der Organe.

Localisirt sich der Reiz vorzugsweise an Einem Theile eines Organes, etwa bei einer besonderen Bewegungsweise an dem unteren oder oberen Rande eines Muskels, der aus Fasern von erheblich verschiedener Lage oder Richtung besteht, z. B. des grossen Brustmuskels, so werden sich die Muskelfasern blos an dieser Stelle vermehren, während vielleicht am entgegengesetzten Rande durch den geringen Gebrauch eine Atrophie stattfindet, wodurch dann die ganze Gestalt des Organes mit der Zeit eine Umänderung erfährt[1]). Zu einer solchen dauernden Aenderung des Gebrauches sind aber auch dauernde Ursachen dieser Aenderung nöthig (s. S. 173). Eine solche dauernde Ursache kann bei einer gewerblich nöthigen Bewegungsweise durch den Willen gegeben sein; sie kann aber auch darin bestehen, dass durch embryonale Variation die Gelenkenden eines Knochens eine die Bewegungsweise alterirende Aenderung der

[1]) Dieser Vorgang wurde von mir Nr. 8, S. 421 und von H. STRASSER (Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln, Stuttgart 1883) auch zur Auszüchtung günstiger Lage der Insertionsstellen verwendet, siehe auch Nr. 4, S. 203.]

Digitized by Google

Gestalt erfahren haben. Umgekehrt kann die secundäre Aenderung auch an den Knochen stattfinden, wenn durch embryonale Variation die Muskelanordnung erheblich verändert worden ist; denn es werden dann durch den anders wirkenden Druck der Muskeln bei der Thätigkeit die Gelenkenden allmählich entsprechend umgeformt werden, [z. B. bei seitlicher Verlagerung eines der Antagonisten aus der reinen Gegenüberstellung heraus kann aus einem Winkelgelenk ein Schraubengelenk werden. Genau genommen werden also stets beide in functionellen Correlationen stehende Organe sich aneinander anpassen, aber je nach der Grösse der Variation und der rascheren oder langsameren Bildsamkeit des einen oder anderen wird die Aenderung bald mehr am einen oder anderen Theile vor sich gehen.][1]) Das gleiche Schicksal

[1]) Bezüglich des Speciellen der Gelenkanpassung sei der schönen Versuche Rud. Fick's (Arch. f. Anat. u. Phys. anat. Abth. 1890. S. 391—402) gedacht; derselbe erwies durch Experimente an künstlichen Modellen, dass unter Selbstschleifung dasjenige Gelenkende, bei welchem die bewegende Kraft am nächsten dem Gelenke angreift, zur Pfanne, das andere zum Kopfe wird; ein Ergebniss, dem die wirklichen Ansatzstellen der Muskeln an den Gelenkenden im Grossen und Ganzen entsprechen. Ich wies im Anschlusse daran, darauf hin (biolog. Centralbl. Bd. 11, 1891, S. 188), dass Fick's Stellen stärkster Schleifung zugleich die Stellen stärksten Druckes sind, und dass daher auch ohne Schleifung eine Selbstregulation der Gelenkform möglich ist, soweit dieselbe nicht schon auf Grund der Vererbung in typischer, zugleich zweckmässiger Weise stattfindet, was nach Bernays grösstentheils der Fall ist. Solche Regulation geschieht somit vorwiegend bei Variationen und zwar zunächst dadurch, dass an den Stellen stärksten Druckes das selbstständige Wachsthum des Knorpels gehemmt wird, an den Stellen geringeren Druckes dagegen stärker erfolgt, bis alle Stellen gleich stark gedrückt werden. Was so entsteht, ist aber blos ein Gleichgewicht des Wachsthumsdruckes, welches bei den unzweckmässigsten Formen bestehen kann. Sobald jedoch Bewegung des Gelenkes erfolgt, wird die Druckausgleichung auf die oben angegebene Weise gegen äusseren Druck erfolgen, eine Ausgleichung, welche bei Rotation nur an entsprechenden Rotationsflächen vorhanden ist, sodass also letztere direct entstehen müssen. Diese gestaltende Druckwirkung wird sich auf alle Theile der Pfanne und des Kopfes erstrecken, welche sich bei der Bewegung berühren. So können ohne eigentliche Abschleifung erhebliche gegenseitige Regulationen der beiden Gelenktheile erfolgen; und bei grosser Variation des einen Theiles kann sich der andere gleich erheblich anpassen. Doch werden besonders vorspringende Stellen bei der Bewegung auch abgeschliffen werden können. Der so gebildeten Knorpelgestalt folgt dann die endochondrale Ossification so weit nach (s. Bd. II, S. 49), bis der Gelenkknorpel blos noch eine gewisse, durch die Grösse des Druckes und der Abscheerung bestimmte Dicke behält. Im Falle auf diese Weise erworbene Eigenschaften vererblich sind, dann kann auf solche Weise entstandenen Umbildungen ein erheblicher Antheil auch an der Phylogenese der Gelenke zugekommen sein.]

Digitized by Google

muss dabei den zugehörigen Gelenkbändern zu Theil werden; und auch die Fascien müssen, entsprechend dem andern Zug, eine andere Structur erhalten. Als ein eclatantes Beispiel derartiger Umformung der Knochen erinnere ich an die Gestalt des Klumpfussscletes; hier zeigen sich sämmtliche Knochen der Fusswurzel und des Mittelfusses beträchtlich den neuen Verhältnissen entsprechend verändert[1]).

Eine gleiche Umänderung der Gestalt des Organes durch ungleichmässige Inanspruchnahme seiner Theile musste im Gehirn stattfinden, wenn in besonderen Partien desselben durch besonders starken Gebrauch die eingelagerten specifischen Elemente zur Vermeh- [186] rung angeregt und so die betreffende Gegend vor den andern vergrössert wurde. Nur wird hier der Process jedenfalls sehr langsam vor sich gegangen sein, so dass erst nach einer viele Generationen hindurch fortgesetzten Aenderung des Gebrauches die Aenderung der Gestalt bemerkbar wurde; während dagegen bei den Muskeln und Knochen die Aenderung schon im Laufe weniger Jahre, ja bei kleinen Thieren schon in wenig Monaten in erkennbarer Weise sich ausbildet, sofern durch künstliche oder pathologische Alterationen eine Aenderung der Bewegung erzwungen worden ist.

Ob ungleiche Vertheilung der Function auch in den drüsigen Organen stattfindet, ist nicht bekannt und blos in dem Falle wahrscheinlich, dass zuvor durch embryonale Variation ungleiche Qualitäten aufgetreten sind. Ich glaube daher, dass die Gestaltänderung dieser Organe bei der Activitätshypertrophie vorzugsweise durch ungleiche äussere Widerstände bedingt sind.

3. Ausbildung der Structur der Organe.

Aber nicht blos die äussere Gestalt, sondern auch die innere Structur kann durch dasselbe Princip der Stärkung durch den Reiz beeinflusst und direct auf das Zweckmässigste gebildet werden, insofern der functionelle Reiz selber bestimmte Gestalt besitzt oder anzunehmen bestrebt ist (s. S. 281 u. Nr. 5, S. 249).

1) Die Anschauung dieses Verhaltens verdanke ich Herrn Prof. W. Braune, welcher die Güte hatte, mir ein ausgezeichnetes Exemplar zur Untersuchung zu überlassen.

Digitized by Google

Am erkennbarsten wird dies bei denjenigen Theilen, welche eine statische Function haben, da hier der Reiz bestimmte Formen annimmt, welche uns die graphische Statik erkennen lehrt. Jeder weiss, dass der Druck sich in einer gebogenen oder schief belasteten Säule nicht im ganzen Querschnitt gleichmässig vertheilt, und dass er sich längs gewisser Linien fortpflanzt. Diese Linien werden bestimmt von der eigenen Gestalt des Gebildes, sowie von der Lage und Gestalt der Fläche, auf welche der Druck zunächst übertragen wird. In der gleichen Weise muss sich der Druck auch in den Knochen in gewissen Richtungen am stärksten fortpflanzen, und die in diesen Richtungen liegenden knochen- [187] bildenden Zellen (Osteoblasten) werden also am stärksten von dem Reize zur Knochenbildung getroffen und daher am stärksten knochenbildend thätig sein. Daraus ergiebt sich, dass diese Richtungen selbst bei Annahme gleichmässiger Vertheilung der Resorption durch die Osteoklasten in der spongiösen Substanz am meisten hervortreten müssen. Und es kommt ferner dazu, dass, wenn diese Richtungen genügend fest durch Knochensubstanz ausgebildet sind, sie den anderen Richtungen den Druck entziehen, so dass nach der Resorption an diesen Stellen kein Knochen wieder gebildet werden kann. Unterbrechen ferner, wie wohl öfter vorkommen mag, die Osteoklasten die Drucklinien, so wird sich der Druck auf andere benachbarte Partikel vertheilen, und diese werden nun in Folge stärkeren Reizes stärker werden. Also auch in dem eigenartigen, mit gänzlicher Zerstörung der geformten Theile einhergehenden Stoffwechsel der Knochen muss sich immer wieder die den statischen Drucklinien entsprechende Structur ausbilden, wie es denn auch thatsächlich und zwar selbst in ganz neuen Verhältnissen, bei schief geheilten Knochenbrüchen etc. geschieht[1]). [Genaueres siehe Nr. 5, S. 249 und II, S. 221

[1]) Dass der functionelle Druck und Zug bei der Ausbildung der statischen Structuren irgendwie betheiligt sei, war schon früher so von Jul. Wolff (Virchow's Arch. Bd. 50, 1870, S. 447) und von H. Strasser (Ueber die Luftsäcke der Vögel, Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877, S. 194) vermuthet worden; es fehlte jedoch die Vorstellung über die Art, wie diese Wirkung vermittelt werden könne.]

Digitized by Google

Auf dieselbe Weise finden auch die von GROSSMANN und J. WOLFF als beim appositionellen Knochenwachsthum nöthig aufgewiesenen inneren Structurumwälzungen ihre Erklärung. Diese Autoren wandten gegen die Theorie vom rein appositionellen Knochenwachsthum ein, dass bei demselben der Knochen während des Wachsthums zur blassen Erhaltung immer derselben statischen Structur der Spongiosa fortwährende innere Umwälzungen unter Resorption und Neubildung stattfinden müssen, deren die Ausführung bestimmende Momente bisher allerdings gänzlich unbekannt waren. Nach dem hier dargelegten Principe der „functionellen Selbstgestaltung" der „functionellen", in specie „statischen" Structur ergiebt sich von selber, dass jeder Knochen während des Grösserwerdens immer von neuem im Wesentlichen dieselbe Structur in grösserem Maassstabe unter Auflösung und [**188**] Anbildung erzeugen muss, so lange seine äussere Gestalt der früheren im mathematischen Sinne „ähnlich" bleibt und die Belastungsweise keine Aenderung erfährt. Das ist jetzt ebenso selbstverständlich, wie sich bei Aenderung dieser Verhältnisse die der neuen Druckvertheilung entsprechende Structur von selber ausbilden muss.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, in einem solchen letzteren Falle, etwa bei einem Knochenbruche, den ganzen Vorgang nach unserer Auffassung durch zu denken. Durch die Zusammenhangstrennung eines Knochens, auch wenn sie ohne Verletzung der Haut und ohne Zertrümmerung des Knochens an den Bruchenden erfolgt, werden an der Bruchstelle die Osteoblasten der inneren und äusseren Knochenhaut, (des Endost und des Periost) und der den Knochen durchziehenden Haversischen Kanäle fortwährend kleinen Bewegungsinsulten ausgesetzt, wofür sie höchst empfindlich sein werden, da sie, fest an den Knochen geschmiegt, in fast absoluter Ruhe zu leben gewohnt sind [das heisst, da sie normaler Weise vor mechanischen Insulten geschützt sind und blos durch moleculare Erschütterungen beim Gebrauche des unversehrten Knochens getroffen werden]. Da mechanische Reize bei ihnen trophisch anregend wirken, so beginnen sie eine sehr ungestüme Vermehrung

Digitized by Google

mit allmählich nachfolgender, gegen die Bewegung schützender Knochenabsonderung; welche letztere zunächst so lange andauern wird, bis dieser Schutz ein genügender ist, bis die Ruhe wieder hergestellt ist, oder eventuell bis die knochenbildende Kraft erschöpft ist, was bei geschwächten Individuen nicht selten schon vor der neuen Consolidirung stattfindet. [Die zu geringe Knochenbildung soll auch bei kräftigen Individuen vorkommen, bei welchen der Gypsverband so gut angelegt ist, dass durch ihn allein schon die Ruhe zu vollkommen gesichert ist, was allerdings nur in seltenen Verhältnissen möglich sein wird.] Die Ruhe ist, vom Verband abgesehen, wieder hergestellt, wenn eine continuirliche, genügend dicke Knochenmasse beide Bruchenden wieder verbindet. Ist dies geschehen, so werden die Verhältnisse mit einem Male andere; die fremden Reize hören auf, und die einzigen Reize sind wieder die statischen, welche sich durch den Druck der alten Knochentheile in bestimmten Richtungen in die neugebildete Reactionsmasse fortpflanzen. Und es wird blos innerhalb dieser Drucklinien in Zukunft nach [**189**] der Resorption wieder Neubildung stattfinden, so dass sich allmählich die den neuen Verhältnissen entsprechende statische Structur ausbildet, während die übrige Kallusmasse und die etwaigen überstehenden Knochenenden mit der Zeit mehr und mehr resorbirt werden. [Diese Ableitung ist mit dem Minimum an Annahmen gemacht. In Wirklichkeit wird die Resorption nicht beliebig, sondern am meisten an den entlasteten Stellen stattfinden, wodurch allein schon in einem Maschenwerk allmählich die Richtungen stärkster Inanspruchnahme etwas ausgearbeitet werden müssen. Die Combination beider Principien, des an den Stellen stärkeren Druckes apponirenden und des an den Stellen der Entlastung resorbirenden, wird die Herstellung einer functionellen Structur natürlich sehr beschleunigen. Die Resorption des Entlasteten scheint aber viel langsamer vor sich zu gehen als die Anlagerung an den Stellen starken Druckes, so dass also letzterem Princip ein grösserer Antheil an der Ausbildung der statischen Structuren zukommt.]

In ähnlicher Weise wird sich die Ausbildung der statischen Structur an den Sehnen, Aponeurosen, Bändern und

Digitized by Google

Fascien und an dem Trommelfell vollzogen haben, indem gleichfalls diejenigen Zellen, welche am meisten von dem in bestimmten festen Richtungen am „stärksten" wirkenden Reiz, dem Zug, getroffen werden, am meisten Intercellularsubstanz abscheiden, und nach genügender Abscheidung den in anderen Richtungen liegenden Fasern den Reiz gänzlich entziehen, so dass sie nach ihrem physiologischen Schwund nicht wieder von neuem gebildet werden können.

Um es noch im Einzelnen auszuführen, so müssten in den Fascien und im Trommelfell, da sie nach verschiedenen Richtungen dem Zug unterworfen werden, im Laufe der Generationen blos die beiden Richtungen, welche am meisten in Anspruch genommen werden und auf welche sich auch alle anderen zerfällen lassen, als die alleinig insubstantiirten sich ausbilden: Denn selbst bei ursprünglich verwirrter Faseranlage mussten diese Richtungen durch stärkere Reizung der in ihnen liegenden Zellen hypertrophisch werden; wonach sie allen Richtungen, welche schief zu ihnen liegen, mit der Grösse des Cosinus dieses Winkels den lebenerhaltenden Reiz entzogen und ihre Regeneration unmöglich machten. Zwei solche in geeigneten Richtungen zu einander stehende Componenten in einer Fläche werden, wenn sie genügend stark gestützt sind, alle anderen Richtungen vollkommen entspannen; und es müssen daher in allen flächenhaften Gebilden die Richtungen der beiden stärker in Anspruch genommenen Componenten schliesslich die alleinig insubstantiirten bleiben, indem sie alle anderen Rich- [190] tungen durch Reizentziehung im Kampf der Theile besiegen. Es findet also bei den bindegewebigen Häuten innerhalb zweier Dimensionen dasselbe statt, wie bei den Knochen innerhalb dreier Dimensionen (s. Nr. 7, S. 142 u. f.).

Die Thatsache des Vorkommens dieser Reducirung in vielen Richtungen stattfindender Wirkungen auf die am „stärksten" in Anspruch genommenen Componenten, diese höchst zweckmässige Zerlegung, welche wiederum etwas von selber ausgebildet zeigt, was die angewandte Physik erst seit relativ kurzer Zeit erkannt und dargestellt hat, halte ich für eines der wichtigsten und

Digitized by Google

unumstösslichsten Beweismittel für die von mir aufgestellte Reizhypothese und habe sie daher oben in dieser Weise verwendet. Die Beweiskraft liegt darin, dass die bezüglichen Bildungen im Speciellen unendlich vielgestaltig sind und trotzdem durch die aufgestellte eine Hypothese ihre vollkommenste Erklärung finden.

Wie viel Generationen aber zur Ausbildung einer so vollkommenen Reduction auf zwei Componenten nöthig gewesen sind, kann natürlich erst beurtheilt werden, wenn wir durch Beobachtungen in neuen, pathologischen Verhältnissen festgestellt haben, wie gross die individuelle Anpassungsbreite in dieser Beziehung, und wie gross die Vererbung derselben (s. S. 140) ist.

Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass wenigstens Andeutungen solcher Faserordnungen nach den constanten Richtungen stärksten Zuges bei diesen weichen Bildungen des Bindegewebes auch aus verwirrter Anlage, blos durch wiederholte Wirkung dieses Zuges auf dem Wege einfacher mechanischer Umordnung hätten entstehen können.

Bei denjenigen bindegewebigen Organen, welche wie die Haut und die Gelenkkapseln [letztere sogar auch an Winkelgelenken bei Wirkung schief angreifender äusserer Kräfte] abwechselnd in verschiedener Richtung in stärkster Weise in Anspruch genommen werden, konnte natürlich eine derartige Zerfällung auf zwei feste Richtungen als Componenten nicht stattfinden; und es musste eine verwirrte Faseranlage bestehen bleiben. Wenn aber trotzdem einige Richtungen wiederum vorzugsweise in Anspruch genommen wurden, so [**191**] musste auch in diesen Richtungen die Faserung vorzugsweise zur Ausbildung gelangen, wie wir das in der Haut auf der Streckseite der Gelenke sehen.

Die Wirkung der stärkeren Activitätshypertrophie in den stärker gebrauchten Richtungen und der ihr folgenden Reizentziehung und Inactivitätsatrophie in den weniger gebrauchten Richtungen beschränkt sich nicht blos auf Ausbildung des inneren Structurdetails der Organe, sondern sie erstreckt sich auch auf die Ausbildung der „Lage“

Digitized by Google

und „Gestalt" ganzer bindegewebiger Organe, und ihre Producte tragen auch hier wieder den Charakter höchster Zweckmässigkeit[1]).

Denken wir uns z. B. die Harnblase als eben phylogenetisch neu entstandenes kleines Organ in der Wirbelthierreihe und als solches nur durch ein wenig Bindegewebe, in welchem keinerlei Sonderung von Faserzügen zu unterscheiden ist, an der vorderen Bauchwand befestigt. Wenn nun dieses Organ längere Zeit bestehen bleibt und wächst, so werden in der befestigenden gleichartigen Bindegewebsschicht allmählich Differenzirungen eintreten, welche davon herrühren, dass der Zug des Organes und seines Inhaltes in manchen theils von den Configurationsverhältnissen der Umgebung abhängigen Richtungen und an manchen Stellen stärker wirkt. Indem an diesen am stärksten in Anspruch genommenen Stellen das befestigende Gewebe hypertrophirt, wird das umgebende und zwischenliegende Gewebe mehr und mehr entspannt und demgemäss atrophiren, genau wie vorhin in den kleineren Verhältnissen innerhalb der Organe. Sobald die bevorzugten Stellen stark genug sind, um den Zug allein auszuhalten, ist die Umgebung derselben ganz entspannt und wird ganz atrophiren, sodass die verstärkten Theile jetzt als discrete Bänder erscheinen. Diese Discretion wird um so stärker ausgeprägt sein, je constanter die Rich- [192] tungen des Zuges sind, je weniger also durch Wechsel des Zuges die Umgebung wieder mit benutzt wird; so sehen wir an den accessorischen Gelenkbändern die Sonderung von der Umgebung so vollkommen scharf ausgebildet, dass sie geradezu glänzende Oberfläche haben, während dies bei den Bändern der Harnblase, entsprechend der mit der Körperstellung vielfach wechselnden Zugrichtung, natürlich nicht der Fall ist. Mit demselben Umstand der mehr oder minder grossen Constanz der Zugrichtung bildet sich, wie oben erwähnt, auch mehr oder weniger einheitliche Faserrichtung aus[2])[3]).

[1]) Diese Gestalt wurde später von mir entsprechend der schon in dieser Schrift eingeführten Bezeichnung der „functionellen Structur" als „functionelle Gestalt" bezeichnet (s. Nr. 9, S. 138 und 147 und Nr. 5, S. 250).]

[2]) Es kann somit jeder bei erblichen embryonalen Variationen als Nebenproduct, also mehr zufällig entstandene Theil, der nach seiner Entstehung

Digitized by Google

So führt dieses selbe Princip der trophischen Wirkung des functionellen Reizes im Kampf der Theile beim Bindegewebe, ausser

---

aber in die Lage kommt zu fungiren, wie z. B. das Ligamentum phrenico-colicum oder hepato-renale durch functionelle Anpassung weiter ausgebildet werden, einerlei ob diese Function wie bei den genannten Bändern gerade nützlich ist oder nicht, sofern es nur nicht schädlich und daher nicht durch Individual-Auslese mit seinem Träger eliminirt wird. Da an den Stellen stärksten Zuges Hypertrophie stattfindet, müssen die anderen Stellen mehr und mehr schwinden. Danach könnte man fragen, warum bei vielen Säugethieren die Ansatzsehnen so weit ausgedehnt, so breit sind. Wird dies Verhalten fortwährend durch Individualauslese gezüchtet, erhalten; oder wirkt die Hypertrophie oder die Atrophie zu langsam? Diese letztere Fragestellung ist aber in diesem Falle unzutreffend, da jede Sehnenfaser zunächst ihre Muskelfaser hat oder phylogenetisch gehabt hat, die sie spannt; so lange diese Spannung stattfindet, kann auch die Sehnenfaser nicht schwinden, auch wenn weiter proximal davon 100 Fasern liegen. Erst wenn der Organismus diese Muskelfaser nicht mehr verwendet, also wenn die Insertionsstelle der Muskeln umgezüchtet wird (s. S. 353), kann die zugehörige Sehnenfaser atrophiren, NB. aber nur sofern sie nicht auch dann noch, nämlich durch accessorische Momente gespannt wird, wie z. B. die Ursprungssehne des beim Menschen geschwundenen oberen Theiles des M. latissimus dorsi, welche von den unterliegenden langen Rückenmuskeln gleich einer Fascie derselben gespannt wird und auch bei anderen Rumpfbewegungen noch Spannung erfährt.]

3) Die functionelle Anpassung des Bindegewebes ist fast ebenso wichtig als die der Scelettheile und Muskeln.

Sehr viele Frauenkrankheiten beruhen auf ungenügender Entwickelung des Bindegewebes des Beckenbodens: der Fascia pelvis und sonstiger zur Befestigung der Gebärmutter dienender Theile. Diese Aplasie rührt von ungenügender „Gymnastik des Beckenbodens" während der Jugend her. Diese Gymnastik wird bei den unbemittelten Ständen unbeabsichtigt durch schwere körperliche Arbeit geübt; bei den bemittelteren Ständen dienen in ähnlicher Weise nur das Bergsteigen, Schlittschuhlaufen, Lawn Tennis spielen u. dergl. Alle Thätigkeiten, welche den Druck in der Bauchhöhle steigern, wirken in diesem Sinne förderlich, wenn sie öfter und nicht auf einmal zu intensiv stattfinden.

Auch in kosmetischer Hinsicht ist die functionelle Anpassung des Bindegewebes wichtig. So beruht auf ungenügender unbeabsichtigter Gymnastik das jetzt immer häufiger werdende Vorkommen der hängenden Form der weiblichen Brüste. Diese Deformität hat ihre Ursache, ausser in der meist nicht mehr stattfindenden bezüglichen Auslese bei der Zuchtwahl, darin, dass beim Beginn der specifischen Entwickelung der Brüste ein Corset oder eine sonstige Stütze angelegt wird; in Folge dessen bleibt der beim Stehen, Gehen und sonstigen (zu dem oft an sich schon nur schwachen) körperlichen Bewegungen entstehende Zug aus, welchen ohne diese Stütze die Last und die Beharrungsbewegung der Brüste auf die Nachbarschaft und im eigenen Innern der Brüste ausüben. Damit bleibt auch die zur Selbstbefestigung, zum Selbsttragen der Brüste nothwendige Bindegewebsbildung während der Entwickelung der Brüste aus, und die Brustwarze sinkt daher bei freier Brust nach abwärts, statt durch Activitätshypertrophie des Bindegewebes nach aufwärts gehoben zu werden. Bei der späteren raschen Volumenvermehrung während der Schwanger-

Digitized by Google

zur Ausbildung der zweckmässigsten inneren Structur, noch zur Ausbildung das Stärkste leistender, discreter Organe an den leistungsfähigsten Stellen.

Damit will ich aber nicht die Behauptung aufgestellt haben, dass „alle" Bänder auf diesem Wege der functionellen Selbstgestaltung „entstanden" seien. Vielmehr wird die Anlage wohl manches Mal durch embryonale Variation und Züchtung nach Darwin stattgefunden haben und erst secundär die feinere Gestalt und die durchgehende Faserrichtung durch functionelle Anpassung ausgebildet worden sein. Dies scheint mir z. B. für die Ligg. coracoacromiale sacrospinosum und sacrotuberosum der Fall gewesen zu sein.

Entscheiden kann in diesen Fragen nur die eingehendste vergleichend-anatomische Untersuchung; denn wo uns diese die Verhältnisse der ersten Anfänge derartig aufweist, dass sie durch functionelle Selbstgestaltung hätten hervorgebracht werden können, so werden wir nach dem Nachweis des Bestehens dieser Fähigkeit keinen Anstand nehmen, sie ihr auch zuzuschreiben (siehe aber Vererbung, S. 140, 203, 207 u. II, S. 61).

Auch bei den Knochen entstehen grössere Gestaltverhältnisse als die statische Anordnung der Spongiosa aus denselben Principien. Da bei hohen tragenden Säulen die äusseren Theile in Folge der entstehenden Biegungstendenz mehr Widerstand zu leisten haben[1]), so werden auch beim Knochen die äusseren Theile mehr zur Activitätshypertrophie angeregt [**193**] werden und so den Knochen verdicken. In dem Maasse aber, als der Knochen in Folge von Biegungsbeanspruchung nach allen Seiten hin sich aussen nach allen Seiten hin verdickt, werden im Mittelstück die inneren Theile entlastet, sodass schliesslich im Innern durch Inactivitätsatrophie gänzlicher Schwund der Knochensubstanz entsteht, welcher zur Röhrenbildung führt. Es ist somit in der Biegungsbeanspruchung ein Princip gegeben, den

---

schaft und beim Stillen, und noch mehr in Folge der dem letzteren nachfolgenden Atrophie macht sich die ungenügende Menge tragenden Bindegewebes in noch gröberer Deformation, bis zur Schrotbeutelform unschön bemerkbar.

1) Siehe Nr. 9.

Digitized by Google

Knochen immer nach aussen hin zu verdicken und bei Biegung nach allen Seiten auch ihn innen auszuhöhlen und dadurch zugleich mit immer weniger Knochensubstanz das Höchste an Festigkeit zu leisten; denn je grösser der Durchmesser einer hohlen Säule ist, um so weniger dick braucht ihre Wandung zu sein (s. Nr. 9, S. 137). Wenn wir nun auch nicht wissen, warum die derartige äussere Zunahme der Röhrenknochen nicht stetig fortschreitet, sondern ihr bestimmtes Ende findet, bei Säugethieren früher, bei Vögeln später, so muss doch der Vorgang selber auf die angegebenen Ursachen zurückgeführt werden. Und es ist kein Grund vorhanden, das Gesagte blos von den Röhrenknochen gelten zu lassen, sondern in gleicher Weise werden die Höhlungen im Stirnbein, im Oberkieferbein, im Wespenbeinkörper, im Siebbeinlabyrinth und im Zitzenfortsatz des Schläfenbeines ihre dynamische Erklärung finden, wenn uns auch hier wieder die Ursache der schliesslichen äusseren Abgrenzung des Processes noch unbekannt ist.

Welches Gewebe der Atrophie nachfolgt und den freien Raum einnimmt, ob sich Knochenmark bildet, wie in den Röhrenknochen, oder ob angrenzende Epithelien nachwachsend den Raum auskleiden, wie in den erwähnten Höhlungen der Schädelknochen, oder ob dies wie bei den Vögeln durch Auswüchse der Lungen geschieht, wird jedenfalls durch accessorische Momente bestimmt, deren Erklärung an dieser Stelle Niemand verlangen wird.

Auf dem Wege der Selbstgestaltung unter Reizeinwirkung entstehen wohl auch noch allenthalben an Stellen, wo grosse Verschiebungen benachbarter Organe gegeneinander stattfinden, durch Ueberdehnung und nachfolgende Atrophie des lockeren [**194**] Bindegewebes die Höhlungen der Schleimbeutel und Sehnenscheiden. Dagegen ist wohl die Entstehung der Pleuroperitonealhöhle und noch mehr des Subduralraumes auf embryonale Variation zurückzuführen. Nicht blos der Schwund, sondern auch überhaupt die quantitative Ausbildung des lockeren Bindegewebes des Perimysium externum, welche allenthalben z. B. zwischen benachbarten Muskeln genau dem Grade der vorkommenden Dislocation gegeneinander entspricht, kann also durch functionelle Selbstgestaltung hervorgebracht aufgefasst werden,

Digitized by Google

da sie sich stets genau den individuellen Verhältnissen, wie sie durch Berufsthätigkeit etc. bedingt sind, angepasst zeigen. Sie brauchen und können daher nicht als durch beliebige Variation und Auslese des Zweckmässigen nach DARWIN entstanden angenommen werden.

Als Wirkung gestaltenden Reizes muss ferner die Gestaltung des Lumens der Blutgefässe aufgefasst werden, welche, wie ich beschrieben habe, an den Verzweigungsstellen die Gestalt eines frei aus der ovalen seitlichen Oeffnung eines durchflossenen Rohres ausspringenden Flüssigkeitsstrahles darstellt [s. S. 67 u. 96]. Ich zeigte, dass diese fein charakterisirten formalen Bildungen nur entstehen können, wenn die Blutgefässwandung, insbesondere die Intima (die innerste Haut), — welche ja keine Gefässe hat, so dass also schon aus diesem Grunde die ernährenden Gefässe bei der Entstehung dieser Einrichtungen gar nicht hätten mitwirken können — wenn die Intima die wunderbare Fähigkeit hat, allein dem kräftigen Seitendruck der Flüssigkeit Widerstand zu leisten, dagegen jedem Anprall von Flüssigkeitsstrahlen, auch den unmessbar feinsten, also jedem einseitig wirkenden Druck, vollkommen nachzugeben. Von einer mechanischen Selbstgestaltung durch den Flüssigkeitsstrahl, das heisst von einer passiven Umformung des Wandungsmateriales durch die Kräfte der fliessenden Flüssigkeit, kann hier nicht die Rede sein; (s. S. 82) da es unmöglich ist, dass eine Substanz, welche in gewissen Richtungen einen Druck von mehreren hundert Gramm, ohne im geringsten nachzugeben, auszuhalten vermag, in der dazu senk- [195] rechten Richtung einem Druck von Milligrammen nachgeben sollte. Wir müssen hierfür schon an die Eigenschaften lebender Substanz appelliren; aber bei Annahme dieser von uns supponirten, allerdings zur Zeit unverständlichen Eigenschaft, — wie wir ja überhaupt die organischen Qualitäten noch nicht verstehen — bei Annahme dieser Qualität ergeben sich dann alle die im ersten Capitel erwähnten äusserst zweckmässigen verschiedenen Gestaltungen der Blutgefässe in allen Theilen des Körpers von selbst, sofern nur die Verästelung selber von aussen her gegeben ist.

Bei den Arbeitsorganen: Muskeln, Drüsen, Ganglienzellen und Nerven, ist uns über eine bestimmte Form, in welcher

Digitized by Google

der Reiz sich zu verbreiten strebt, und welche er daher den Gebilden, in welchen er sich verbreitet, zu verleihen tendirt, nichts Sicheres bekannt. Aber vermuthungsweise könnte man annehmen, dass aus solchem Grunde vielleicht die Nervenfasern cylindrisch, im ganzen ungetheilten Verlauf gleich dick [1]) und im Querschnitt rund sind, und möglichst gerade, nie geschlängelt verlaufen, so dass Biegungen nur vorkommen, wenn sie durch äussere Verhältnisse erzwungen werden. Denn auch chemische (s. S. 208 Anm.) Processe werden, wenn sie eine Richtung haben, dem Gesetz der Trägheit folgen und die Richtung nicht ohne besondere Ursache ändern. Warum aber die sympathischen Fasern bandförmig sind, das vermögen wir nicht abzuleiten. Ebenso könnte man für die kugelige oder spindelförmige Gestalt der Ganglienzellen mit konischem Uebergang von und zu den Nerven vermuthen, dass dies durch die Ausbreitungsformen der Erregung bedingt sei. Aber es lassen sich bei unserer Unkenntniss der Verhältnisse ebenso gut andere Vermuthungen darüber aufstellen [2]).

[1]) Dies ist nach G. Schwalbe (Ueber die Kaliberverhältnisse der Nervenfasern, Leipzig 1882, 51 Seiten) nur für die motorischen Nervenfasern zutreffend.]

[2]) Ein Formverhältniss der Nerven, nämlich die von G. Schwalbe angegebene Regel, dass der Muskelnerv im (besser: in Richtung auf den) geometrischen Mittelpunct des Muskels eintritt (Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abth. 1879), lässt sich leicht causal ableiten.

Wenn man an die Mitte der Länge jeder Muskelfaser eine Nervenfaser gefügt denkt und alle diese Nervenfasern zu einem einzigen Bündel zusammenfasst und dieses gerade zieht, so wird dieses Bündel bei jeder Richtung, die man ihm zum Muskel giebt, doch stets die Richtung auf den geometrischen Mittelpunct hin haben und behalten, sofern alle Nervenfasern annähernd gleich stark gespannt werden. Diese Regel beruht also wesentlich 1. auf der gleichmässigen Versorgung aller Fasern des ganzen Muskels mit Nervenfasern und 2. auf der Zusammenfassung der Nervenfasern zu einem einzigen Bündel, dessen Fasern nicht überflüssig lang sind; den quantitativ geringsten Antheil hat dabei 3. der erwähnte Eintritt der Nervenfaser in die Mitte der Länge der Muskelfaser, denn auch beträchtliche Abweichungen hievon werden kaum am ganzen Nerven bemerkbar werden, sofern sie nicht alle nach derselben z. B. centralen Seite der Fasern erfolgen und zugleich einen grossen Theil der Gesammtlänge des Muskels ausmachen. Dass auch für einzelne Theile eines Muskels dieselbe Regel gilt, für Schwalbe's „primäre Muskeln" bekundet, dass der Gesammtnerv in Bündel sich zerlegt, von denen jedes eine geschlossene Gruppe von Muskelfasern versorgt oder umgekehrt gefasst, dass die Nervenfasern einer Gruppe von bei einander liegenden Muskelfasern zu einem Nervenbündel zusammengefasst werden.

Nach dieser ursächlichen Ableitung wird dieser Regel wohl kaum eine ver-

Digitized by Google

Aber bezüglich der Verbindung der Ganglienzellen zu Zusammenordnungen (Coordinationen) der Gedanken und der Bewegungen scheint der Reiz von direct gestaltendem Einfluss zu sein. Nach der heutigen Auffassung der Physiologie stellen wir uns die Zusammenordnung der seelischen Einzeleindrücke [**196**] zu Gedanken und der Muskelfasern und der Muskelindividuen zu coordinirten Bewegungen vermittelt vor durch fadenförmige Verbindungen der Ganglienzellen, welche letzteren der Sitz der Einzel-Innervationen seien. In dem reichen angeborenen Fadennetz zwischen den Ganglienzellen kann nun der Reiz, hier der Willensimpuls Fäden ausbilden, gangbarer machen und so die betreffenden Ganglienzellen und ihre Functionen in festeren Zusammenhang bringen, sodass letztere leichter zugleich oder nach einander ablaufen. Das ist die Art, wie wir uns gegenwärtig den Vorgang der Uebung, so weit er in den Centralorganen abläuft und in der Ausbildung von Coordinationen besteht, vorstellen müssen.

Etwas evidenter ist die gestaltende Wirkung des functionellen Reizes an den Muskeln, am wenigsten noch an den quergestreiften. Da in diesen letzteren, wie im vorigen Capitel erwähnt, die Querstreifung nach Durchschneidung des dem Muskel zugehörigen Nerven undeutlich wird, so scheint es, dass der Reiz zugleich eine polarisirende Wirkung auf die Disdiaklasten (Fleischprismen in der Muskelfaser) ausübt, und dass er so die Ordnung derselben in Quer- und Längsreihen aufrecht erhält. Auch für andere Formverhältnisse der Faser kann der Reiz noch bestimmend wirken; da ich indessen darüber

---

gleichend-anatomische Bedeutung zukommen können, da ihr in neuen Verhältnissen leicht sofort durch Zusammenfassen der bezüglichen Nervenfasern zu einem Bündel entsprochen werden kann. Ist der Muskel zu lang oder zu breit, als dass alle seine Fasern zu einem einzigen Nerven zusammengefasst werden, so bekundet sich in der mittleren Lage der Nerveneintrittslinie immer noch deutlich die Folge der gleichen Ursachen.

Ob die annähernd gleiche Spannung aller Nervenfasern eines Muskels blos darauf beruht, dass die Nerven bei Vergrösserung der Unterlage der dadurch entstehenden Spannung proportional wachsen, oder ob auch an manchen Stellen bei embryonalen Verlagerungen gleich wie beim Bindegewebe eine nachträgliche Schrumpfung in Folge von Entspannung stattfindet, kommt hier nicht in Betracht; um so weniger als auch erhebliche Differenzen der Spannung bei Erfüllung der beiden anderen Erfordernisse nur geringe Abweichungen veranlassen können.]

Digitized by Google

eine Specialuntersuchung begonnen habe, so verzichte ich an dieser Stelle auf weitere Mittheilungen (siehe Nr. 8).

Bei den aus glatten Muskelfasern bestehenden Gebilden zeigt sich bestimmt eine Gestaltung, welche in Beziehung zur Wirkung des functionellen Reizes, sowie zur Function selber stehen. Zur Erklärung der bezüglichen Bildungen muss nämlich angenommen werden, dass zur Erhaltung der „glatten Muskeln" nicht blos der functionelle Reiz, sondern auch die „Vollziehung der Function" selber, die active Ueberwindung eines Widerstandes unter Verkürzung nöthig ist. Diese Annahme wird wohl von anatomischer Seite nicht bestritten werden, da jeder Anatom weiss, dass überall da, wo durch Entwickelungsänderung diese [197] Gelegenheit geschwunden ist, auch die Muskeln schwinden. So sagt z. B. Henle[1]): „Es ist eine bekannte anatomische Thatsache, dass Muskeln zu Bindegewebe entarten, wenn die Theile, zwischen welchen sie ausgespannt sind, unbeweglich werden."

Die glatten Muskelfasern nun haben bekanntlich keine bestimmten Ursprungs- und Ansatzpuncte, welche der Faserung bestimmte Richtungen ertheilen, sondern sie bilden Häute, in welchen sie eigentlich beliebig durch einander liegen könnten. Das ist aber nicht der Fall, sondern sie liegen, wie in Capitel I erwähnt, in den verschiedensten Organen, in denen sie vorkommen, immer blos in den Richtungen der stärksten Leistungsfähigkeit, und es spricht sich darin wieder die Reduction auf die kräftigsten Componenten aus. So sahen wir in den cylindrischen Hohlorganen dem Darm, den Harnleitern, den Samenleitern, den Blutgefässen etc., blos Quer- und Längsmuskelfasern, deren Entstehung wir abweichend von den besprochenen ähnlichen Verhältnissen der bindegewebigen Organe hier bei der Activität der Theile auf die Weise ableiten können, dass aus einer verwirrten Anlage diejenigen Fasern, welche in diesen Richtungen lagen, am meisten Gelegenheit zur Verkürzung und der Ueberwindung von Widerständen fanden und dementsprechend den schief dazu gelagerten Fasern die Gelegenheit zur Thätigkeit

[1]) J. Henle, Handb. d. syst. Anatomie, Muskellehre S. 13 und 16.

Digitized by Google

benahmen. An den blasenförmigen Organen, wie der Harnblase und Gallenblase, welche blos in einer bestimmten Richtung, gegeben durch die Abflussöffnung, einen locus minoris resistentiae darbieten, gegen welchen hin die stärkste Verkürzung möglich ist, haben wir Faserzüge, welche von diesem Orte aus meridional das Organ überziehen. Indem diese in der Function bevorzugte Richtung durch die Abfuhröffnung bestimmt gegeben ist, beraubt sie bei gehöriger materieller Unterstützung alle schief zu ihr liegenden Faserzüge [**198**] der Thätigkeit um den Cosinus dieses Winkels, so dass blos die rechtwinkelig dazu stehenden, also in Parallelkreisen das Organ überziehenden Fasern die nach ihr leistungsfähigsten sein mussten. Diese beiden aus diesen Gründen vorzugsweise ausgebildeten Fasern waren im Stande, die Fasern aller anderen Richtungen zu entspannen und damit dem Schwunde anheimzugeben.

Bei der Gebärmutter, welche beim Menschen nur relativ selten zur Contraction gelangt, können wir vielleicht die weniger vollkommen durchgeführte Anordnung auf diesen Umstand seltner Functionirung zurückführen, abgesehen von den Aenderungen, welche die seitliche Einmündung zweier Kanäle hervorbringt[1]). Bei Säuge-

[1]) Hierzu kommt noch das besondere Moment, dass beim Menschen, der gewöhnlich nur ein und zwar ein im Verhältniss zur Beckenweite grosses Kind auf einmal hervorbringt, ein sehr hoher Druck zur Austreibung des Kindes nöthig ist. Da ausserdem noch Flüssigkeit im Uterus ist, welche also den Druck nach allen Richtungen gleich stark fortpflanzt, so könnte beim Vorhandensein blos von zwei rechtwinkelig zu einander orientirten Fasersystemen eine Verschiebung derselben gegen einander stattfinden und so ein locus minoris resistentiae mit Diverticelbildung entstehen. Solcher Verschiebung wird durch Muskelfasern, die in diesen unendlich vielen Richtungen liegen, bei der Contraction des ganzen Gebildes activ widerstanden; sie konnten sich also in diesen Richtungen ausbilden, auch wenn frühere Vorfahren unter entsprechenden anderen Verhältnissen blos die zwei Systeme gehabt haben.

Beim Herzen findet sich aus demselben Grunde des starken hydrodynamischen Druckes und dazu noch fortwährender Function gar keine Zerfällung auf zwei Componenten, sondern in jedem aus der ganzen Dicke der Wandung ausgeschnittenen Stück finden sich Muskelfasern aller Richtungen; und zu noch grösserer Widerstandsfähigkeit sind diese Fasern sogar verästelt und derart zusammengefügt, dass die Ventrikelwandung ein einziges continuirliches Netzwerk darstellt und daher nirgends die feste Zusammenhaltung der Muskelfasern, der Schutz gegen Verschiebung derselben gegen einander, durch Bindegewebe, sondern allenthalben

Digitized by Google

thieren, welche, wie z. B. Schweine, Kaninchen und Mäuse, ihre Gebärmutter öfter in dieser Weise gebrauchen [deren Junge zudem relativ klein sind], entspricht die Faserordnung in hohem Grade unseren Regeln. Ich will gleich noch an dieser Stelle hinzufügen, dass ich geneigt bin, die rasche Atrophie der Muskelsubstanz der vergrösserten Gebärmutter nach der Ausstossung des Kindes oder einer grossen Geschwulst, welche das Organ in 14 Tagen um $^2/_3$ seines Gewichts verkleinert, als eine Folge der eingetretenen Entspannung aufzufassen. Denn wenn bei diesem Organ schon eine Vergrösserung des Inhaltes durch Spannung zur Hypertrophie Veranlassung giebt, so kann auch die vollkommene Entspannung nach der Entleerung des Inhaltes eine genügende Ursache zur Atrophie abgeben. Jedenfalls glaube ich nicht, dass die letztere blos eine Folge plötzlicher, mit der Ausstossung eingetretener Anämie ist, da die Ursache einer hierzu nöthigen spastischen Verengerung der Gefässe unverständlich wäre, und ohne Spasmus der Gefässmuskeln eine so hochgradige Verringerung der Blutzufuhr aus hämodynamischen Gründen nicht ableitbar ist. Im Gegentheil wird die Spannung der Blutsäule bestrebt sein, die einmal vorhandenen Bahnen sowohl bei Erschlaffung als bei Contraction der Gebärmutter noch möglichst zu füllen.

[**199**] Was die Drüsen angeht, so sind wir bei diesen Organen gänzlich ohne Kenntniss über etwaige gestaltende Wirkung ihres functionellen Reizes. Dies fällt mir um so schwerer zu bekennen, als die Frage nach der Ursache der inneren Gestaltung eines dieser Organe, der Leber, die Veranlassung derjenigen Reflexionen gewesen ist, deren Resultate ich in dieser Schrift dem Leser vorgelegt habe. Es war die Frage nach der Ursache des eigenthümlichen Verhaltens, dass der Schlauchtypus in der Anordnung der Leberzellen, welcher bei allen anderen Wirbelthierklassen vorhanden ist, bei den

durch die Muskelfasern selber besorgt wird, und zwar in jeder Phase der Herzaction proportional der momentanen Grösse seines Bedarfes.

In allen unseren Hohlmuskeln bilden die Kraftmaschinen zugleich die Arbeitsmaschinen, was in der Technik nicht vorkommt, hier aber dadurch ermöglicht ist, dass die Muskelfasern (die Kraftmaschinen) so einfach gestaltet und so klein sind, dass sie direct zum Aufbau der typischen Gestalt der Wandung der

Digitized by Google

Säugethieren zu dem von HERING[1]) und KÖLLIKER[2]) beschriebenen Fachwerktypus in der Anordnung der Zellen umgebildet ist. Ich glaube aber, dass trotz unseres gegenwärtigen Unvermögens die von mir aufgestellten Principien dereinst zu einer Erklärung dieses schwierigen morphologischen Problemes werden führen können[3]), wenn erst der ontogenetische und der phylogenetische Entstehungsmodus genauer erforscht sein wird, obgleich schon ein wesentlicher Anhaltepunct durch die ausgezeichnete Arbeit von TOLDT und ZUCKERKANDL[4]) dazu gegeben worden ist. Vielleicht ist es mir verstattet, an dieser Stelle die Bitte um eventuelle Zusendung von Stücken frisch in absoluten Alkohol oder in MÜLLER'sche Lösung eingelegter Lebern niederster Säugethierformen aussprechen zu dürfen und die geehrten Geber im Voraus meines Dankes und meiner Bereitwilligkeit zu jedem möglichen Gegendienste zu versichern.

Endlich ist bei der Schilderung der gestaltenden Wirkungen der functionellen Reize noch darauf hinzuweisen, dass auch die von uns sogenannte dimensionale Activitätshypertrophie, die ausschliessliche Vergrösserung der die Stärke der Function bedingenden Dimensionen der Organe bei der Activitätshypertrophie, jedenfalls hierher zu zählen ist. [200]

C. Zeitliche Verhältnisse der functionellen Selbstgestaltung.

Die Zeiträume, innerhalb welcher die Selbstgestaltung der geschilderten Verhältnisse unter der Einwirkung der functionellen Reize stattgefunden hat, vermögen wir gegenwärtig grösstentheils nicht zu beurtheilen, und es ist möglich, dass zu manchen Bildungen Hunderte oder Tausende von Generationen beigetragen

specifischen Arbeitsmaschinen verwendet werden konnten; und dies geschah, wie wir sahen, wiederum in der denkbar besten Verwendung dieses Materiales.

[1]) Wiener Sitzungsber. Bd. 54. 1866.

[2]) A. KÖLLIKER, Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. 1867. S. 425 ff.

[3]) Eine solche causale Ableitung erster Ordnung der Structur der Säugethierleber ist in der Einleitung des Archiv für Entwickelungsmechanik (Bd. I. 1894 S. 6) von mir versucht. Der Nutzen der fachwerkartigen Anordnung besteht in der vollkommensten Anpassung der Leberzelle an die secernirende Function, in der vollkommensten Ausnutzung zu dieser Function; indem bei dieser Anordnung jede Leberzelle mehrere Nahrungsaufnahme- und mehrere Secretionsseiten hat.]

[4]) Wiener Sitzungsber. 1875.

Digitized by Google

haben [sofern überhaupt die durch functionelle Anpassung entstandenen Bildungen vererblich sind]. Nur für das Knochengewebe sahen wir, dass diese Structuren schon innerhalb eines individuellen Lebens in deutlich erkennbarer Weise sich ausbilden können. Die nöthigen Zeiträume sind für die verschiedenen Gewebe jedenfalls sehr verschieden; so wird es vielleicht unvergleichlich längere Zeit gedauert haben, bis die dynamische Anordnung der glatten Muskelfasern sich ausgebildet hat als die geschilderte Structur der Sehnenhäute (siehe Nr. 7). [Auch die Veränderungen, welche DARWIN unter dem Namen der „correlativen Variabilität" zusammengefasst hat (s. S. 131), erweisen sich, soweit sie direct das Zweckmässige d. h. Dauerfähige schaffen, bei geeigneter Prüfung als functionelle Anpassungen, indem sie darauf beruhen, dass mit der primären Aenderung eines Theiles secundär die Function eines anderen Theiles geändert wird, was nun zu entsprechender Aenderung der Gestalt und Structur auch dieses zweiten Theiles führt, wie es oben (Seite 353) dargelegt worden ist. Ist somit das Princip der correlativen Variabilität in seinen direct das Zweckmässige schaffenden Wirkungen dem Princip der functionellen Anpassung zu unterstellen, so gilt das Gleiche zum Theil auch für die direct das Zweckmässige producirenden Reactionen des Individuum auf äussere Einwirkungen (siehe S. 130)].

Man könnte nach dem Vorstehenden vielleicht vermuthen, ich sei der Meinung, dass im Grunde alle Bildungen durch Selbstgestaltung unter Einwirkung des functionellen Reizes entstanden seien und durch letzteren am Leben erhalten werden müssten; es bliebe also zu erklären, woher die gestalteten und damit zugleich gestaltenden Reize kommen sollten, wenn alle Gestaltung erst durch den Reiz entstünde.

Es ist aber bereits oben (S. 346 u. f.) bei der Betrachtung der qualitativen Reizwirkung hervorgehoben worden, dass die Theile unter die Herrschaft des Reizes erst nachträglich durch die dauernde oder wiederholte Einwirkung der Reize gekommen sein können und vielleicht auch in der Ontogenese gegenwärtig noch kommen; die Folge ist, dass Theilen, welche derartigen Reizen nicht oder blos selten unterliegen, überhaupt keine Abhängigkeit von Reizen zugeschrieben werden kann. Die Erfahrung lehrt, dass die Anpassungsfähigkeit

Digitized by Google

des Menschen, seine Fähigkeit zu lernen und sich an Einwirkungen zu gewöhnen, in der Jugend [**201**] am grössten ist und mit zunehmendem Alter qualitativ und quantitativ abnimmt. Zugleich wird auch die an sich schon geringe sogenannte Regenerationsfähigkeit desselben im höheren Alter successive schwächer.

Diese Erscheinungen finden bei unserer Auffassung des Lebens der Theile ihre vollkommene Erklärung. Indem nämlich unter der Einwirkung der Reize eine Züchtung entsprechender Reizsubstanzen und Reizformen stattfindet, geht die embryonale Indifferenz und selbstständige Erhaltungsfähigkeit der Theile mehr und mehr verloren. Der Organismus wird durch längere Zeit hindurch fortdauernde Einwirkung bestimmter Reize immer vollkommener an dieselben angepasst, also differenter und damit stabiler, sodass nachträglicher Umbildung zu neuen Eigenschaften und Formen ein immer grösseres Hinderniss entgegensteht; denn das Indifferente wird natürlich leichter zu einer einseitigen Beschaffenheit sich unter Verlust seiner Vielseitigkeit ausbilden, als ein entschieden Differentes, einseitig Beschaffenes zu einem anders Beschaffenen sich umbilden kann. Da ferner die Ausbildung des Reizlebens mit dem Verlust der embryonalen selbstständigen Vermehrungsfähigkeit verbunden ist, so wird damit auch die Regenerationsfähigkeit succesive verringert, worüber ich in einer experimentellen Arbeit Genaueres festzustellen beabsichtige.

Es ist oben (S. 201 u. f.) erörtert worden, dass diejenigen Gewebsdifferenzirungen, welche ursprünglich wohl zuerst die Vorfahren durch bestimmte Reize erfahren haben, im Embryo jetzt ohne diese Reizeinwirkung entstehen können und wahrscheinlich grösstentheils entstehen. Dasselbe, wie für die Gewebsdifferenzirungen, musste auch für die „formale" Differenzirung gelten. Ursprünglich wohl durch functionelle Anpassung Erwachsener erworbene normale Eigenschaften werden im Embryo ohne diesen functionellen Reiz ausgebildet, und können sich in der Jugendperiode ohne solche Thätigkeit, oder bei einem Minimum derselben, in Folge der vererbten Eigen- [**202**] schaften mehr oder minder vollkommen weiter ausbilden und eine Zeit lang erhalten. Aber allmählich werden sie beim

Digitized by Google

Ausbleiben der Functionirung atrophiren und im Laufe von Generationen mehr und mehr individuell und auch in der Vererbung schwächer werden und schliesslich schwinden[1]).

Daraus ergiebt sich, dass auch überschüssig gebildete embryonale Substanzen (s. S. 302), wie sie Cohnheim l. c. für die Geschwulstkeime annimmt, ihre embryonale Eigenschaft selbstständigen Wachsthums behalten können, da sie entweder zufolge ihrer falschen Lage vor der Einwirkung der functionellen Reize geschützt sein können, oder, wenn dies nicht der Fall, in Folge ihres Zurückgebliebenseins auf die später einwirkenden functionellen Reize nicht genügend reactionsfähig sind, um durch dieselben in absolute Abhängigkeit von ihnen gebracht zu werden.

So können vielleicht überschüssig gebildete, oder durch sonst einen Zufall von der Oberfläche abgeschnürte embryonale Epithelzellen durch ihr Entferntsein von der Oberfläche und von der Einwirkung des Oberflächenreizes ihre embryonalen Eigenschaften bewahren. Und es ist denkbar, dass auch nicht überschüssig gebildete Substanzen, wenn sie durch eine falsche Bildung in der Nachbarschaft vor dem functionellen Reize [oder vor anderen differenzirenden Einwirkungen] bewahrt bleiben, in Folge des verfehlten Anschlusses ihre embryonalen Eigenschaften behalten; so etwa embryonale Knorpel- oder Knochentheile, welche durch eine falsche Bildung in der Nachbarschaft entspannt oder entlastet worden sind.

Es muss noch ein Unterschied hervorgehoben werden, welcher in der Entstehung von Aenderungen durch embryonale Variation und durch functionelle Anpassung nothwendig vorhanden sein muss.

Die formalen Umbildungen, welche auf dem Wege der Aenderung des Gebrauchs entstehen, sind von dem Ausgangspunct der Veränderung nur nach und nach und immer nur nach gewissen Richtungen hin [**203**] möglich. So konnten z. B. die inneren Gelenkbänder, die Ligg. cruciata des Kniegelenks und das

---

[1]) Es wird hier mit dem zweifelhaften Principe der Vererbung der vom Individuum erworbener Eigenschaften gearbeitet (s. S. 140).

Dieselben Resultate können aber, wenn auch auf weiterem Wege, ohne dieses Princip entstanden sein (s. S. 198 u. II, S. 61).]

Digitized by Google

Lig. teres des Hüftgelenkes, wenn sie, wie es für letzteres Band nach den Untersuchungen von WELCKER[1]) wahrscheinlich ist, durch functionelle Anpassung erworben worden sind, nur durch allmähliche Ausbildung der Gelenkkapsel nach innen bei ganz bestimmter, dies gestattender Anordnung der das Gelenk bewegenden Muskeln entstehen; ihre gegenwärtige vollkommene Selbstständigkeit wäre demnach erst eine secundäre, durch weitere Veränderungen der äusseren Verhältnisse des Muskelapparates erworbene. [Diese Aenderungen müssen somit auf ähnliche Weise vor sich gehen, wie Umänderungen etwa eines Hauses oder einer Brücke, die bei unausgesetzter Benutzung dieser Gebilde vorgenommen werden; dieselben müssen dabei jeder Zeit in functionsfähigem Zustande bleiben, und die Aenderung kann daher nur immer in kleinen Schritten und in bestimmter Folge vor sich gehen; während nach Abbruch des Früheren an dieselbe Stelle sogleich etwas total Verschiedenes gebaut werden kann.]

Die Aenderungen durch embryonale Variation dagegen, welche nicht durch den functionellen Reiz, sondern durch minimale Aenderungen structureller Qualitäten [des Keimplasson] oder sonstige, uns unbekannte Momente entstehen, können eigentlich, soviel wir es zur Zeit zu beurtheilen vermögen, nach jeder Richtung hin erfolgen und von jedem Standpunct aus beliebige neue Formen hervorbringen. So könnte diese Art der Variation z. B. auf einmal ein mitten im Gelenk gelegenes, vollkommen von der Wandung freies Lig. teres hervorgehen lassen, ebenso wie sie auf einmal einen ganz neuen Muskel, etwa einen Abductor dig. V. longus am Vorderarm oder überzählige Finger nebst allem Zubehör hervorbringt. (Genaueres s. II, S. 64 u. f.)

Sind nun aber solche embryonale Variationen entstanden, so werden sie, wenn die Zeit des Gebrauches der Theile kommt, die Function derselben alteriren, und es wird durch die so erzwungene Aenderung der Function eine entsprechende Umgestaltung der Theile auf die vorstehend beschriebene Weise eintreten müssen. Wenn z. B. (s. S. 353)

---

1) WELCKER, Zeitschr. für Anatomie von HIS und BRAUNE, Bd. I u. II.

Digitized by Google

durch embryonale Variation ein Gelenkkopf verändert worden ist, werden die Muskeln anders gebraucht werden müssen, manche Gruppen sich stärker ausbilden, andere der Inactivitätsatrophie mehr oder weniger verfallen. Das Gleiche kann durch em- [**204**] bryonale Veränderung der Bänder entstehen. Oder umgekehrt können durch embryonale Aenderungen der Muskeln, wie oben schon erwähnt, die passiven Theile, die Knochen und Bänder, umgestaltet werden. Welches von beiden das häufigere Vorkommen ist, können wir zur Zeit nicht sicher beurtheilen. Ich bin aber geneigt, im Allgemeinen den activen Theilen in dieser Beziehung ein Uebergewicht über die passiven zuzuschreiben [?]. Immer wird ein durch embryonale Variation veränderter Theil mit den Aenderungen seiner Function auch die Function anderer Theile alteriren und damit ihre entsprechende Umgestaltung veranlassen (s. S. 173). [Diese Anpassung wird natürlich eine gegenseitige sein, und so lange dauern, bis beide Organe einander entsprechen, wobei das anpassungsfähigere Organ eine grössere Abänderung von seiner ursprünglichen Anlage erfährt als das weniger leicht sich anpassende. So entstehen Winkelgelenke da, wo eine einzige Antagonistengruppe von Muskeln wirkt; wirken jedoch die Antagonisten nicht ganz in derselben Ebene, dann entsteht eine entsprechende Form des je nach den Verhältnissen echten oder unechten Schraubengelenkes. Kugelgelenke bilden sich nur da, wo die Muskeln mindestens zwei rechtwinkelig zu einander wirkende Antagonistengruppen von fast gleicher Stärke bilden; wirken zugleich noch Rotatoren, so ist die Kugelform noch gesicherter; wird eine dieser Muskelgruppen bei einem jugendlichen Thier fast ganz exstipirt oder gelähmt, so bildet sich bei der Weiterentwickelung das ursprünglich vorhandene Kugelgelenk zu einem Ellipsoidgelenk um.]

So wird durch das Princip der trophischen Reizwirkung auch beim Auftreten neuer Variationen die nöthige *functionelle Harmonie* im Baue und in der Function der verschiedenen Theile des Organismus von selber sich ausbilden. Wie rasch dieses geschieht und wie viel davon eventuell schon im Embryo stattfindet, kann nur durch besondere Einzelbeobachtungen

Digitized by Google

festgestellt werden. Von denjenigen Gebilden, welche schon im Embryo fungiren, also von den Blutgefässen, und nach PREYER (s. Seite 201), wie erwähnt, auch von vielen quergestreiften Muskeln und damit auch den Ganglienzellen und den Stützsubstanzen, muss die Möglichkeit der Ausbildung der Harmonie beim Auftreten neuer Charaktere schon während des Embryonallebens entschieden angenommen werden[1]).

Es giebt nun aber auch Theile am Körper, welche gar keine active oder passive Function haben, sondern blos durch ihre Anwesenheit, durch ihr Sichtbarsein nach aussen hin nützen und aus diesem Grunde erhalten worden sind, wie z. B. viele Charaktere der geschlechtlichen Zuchtwahl. Der gewaltige Rückenkamm, welcher dem männlichen Triton zur Zeit der Brunst wächst, um nach derselben wieder rückgebildet zu werden, der Hahnenkamm oder die Kehlkopflappen des [**205**] Truthahns haben keine active Function, und ihre Gestalt ist somit durch embryonale Variation entstanden, ebenso wie nicht selten die Farbe und wohl immer die Zeichnung der Thiere. Wenn aber auch das ganze Organ als solches keine Function ausübt, so haben doch die Theile eine Function im Organ, nämlich die Function, das ganze Organ zu erhalten. Indem hierbei die einen Theile mehr gespannt werden als die anderen, wird sich

---

[1]) Es wurde im Vorstehenden eine unzählbare Menge einzelner verschiedener, dem Begriffe des sogenannten Zweckmässigen entsprechender Gestaltungen in ihren diesem Charakter entsprechenden Form- und Structurverhältnissen von blos „zwei" gestaltenden Principien: von der Ausübung der Function und von der trophischen Wirkung der functionellen Reize abgeleitet.

Eine solche Ableitung zahlreicher verschiedener Bildungen von einer Minderheit gestaltender Wirkungsweisen nennt man eine Erklärung der Einzelbildungen; das scheint nicht allen Forschern klar zu sein (s. Nr. 28 S. 617 Anm.).

Da keines der hier zur Erklärung angewandten Principien, weder die Vollziehung der Function der Organe noch die Förderung der Assimilation durch den functionellen Reiz, einen unerklärbaren teleologischen, sondern da jedes mechanischen Charakter hat, so ist auch die gegebene Erklärung keine teleologische in diesem Sinne, sondern eine mechanische (s. S. 381).

Dasselbe wie für die hier behandelte „morphologische functionelle Anpassung" gilt auch für die sie vermittelnde „rein functionelle Anpassung," das heisst für die quantitative und qualitative Selbstregulation sive Anpassung in der jeweiligen „Ausübung" der Function (s. S. 321, 400 u. f.) auch dieser kommt nur ein mechanischer Charakter zu.]

Digitized by Google

innerhalb des Ganzen eine ungleiche Function der Theile und damit eine entsprechende innere Structur des Ganzen ausbilden, in den erstgenannten Beispielen also eine statische Structur.

Das Gleiche gilt von den durch ihre äussere Form wirkenden Begattungsorganen. Hier ist die Gestalt sicher blos durch embryonale Variation entstanden. Aber die innere Einrichtung lässt erkennen, dass die einzelnen Bestandtheile sich nach dem Maasse ausgebildet haben, als sie zur Herstellung dieser Form beitragen. Ebenso ist es mit den anderen Theilen der Geschlechtsorgane. Die ganze Umbildung, durch welche z. B. die Eileiter von den Harnleitern abgetrennt worden sind, kann blos auf embryonale Variation und summirende Auslese unter den Individuen nach Darwin, nicht auf directe functionelle Anpassung zurückgeführt werden; während die Structur ihrer Wandung aus Längs- und Ringmuskeln, wie oben dargelegt, nur eine Folge der functionellen Anpassung sein kann.

Ebenso gehören wohl die Hülfsapparate der Sinnesorgane hierher; denn blos die specifischen Theile können durch den Reiz selber beeinflusst werden, während die Hülfsapparate alle durch embryonale Variation geformt und blos in ihrer Structur und feineren Gestaltung durch functionelle Selbstgestaltung bestimmt werden.

Die embryonale Variation hat somit die Freiheit der äusseren Gestaltung der Theile in jeder beliebigen Weise[1]); aber die innere Structur derselben, die Anordnung der Theile, welche diese Gestalt hervorbringen müssen, ist dann nicht mehr frei, sondern [**206**] wird durch functionelle Selbstgestaltung eventuell mit Hülfe des Kampfes der Theile auf das Zweckmässigste eingerichtet.

Wenn dagegen die äussere Gestalt selber bestimmten Einwirkungen ausgesetzt ist, wie die Gestalt der Knochen und Bänder den Einwirkungen der Muskeln, so ist auch sie nicht mehr frei, sofern der bestimmende Charakter des anderen Organes, hier der Muskeln, einmal gegeben ist.

Da im Embryo das Geschehen zunächst ein rein chemisches, Gestaltung aus chemischen Prozessen ist, so ergiebt sich von selber,

[1]) Beschränkungen dieser Freiheit siehe Bd. II S. 64.]

Digitized by Google

dass gerade chemische Alterationen[1]) im Stande sein werden, die Gestaltung ganzer Organsysteme auf ein Mal zu beeinflussen, zu ändern, und es überbrücken sich so, wie schon A. Graf Kayserling[2]) hervorgehoben hat, leichter grössere Kluften im Thierreich, wie die zwischen Reptilien und Vögeln und zwischen Amphibien und Säugern. Eine chemische Alteration kann unter gestaltender Mithülfe der functionellen Anpassung eine so grosse formale Umänderung in einem Organsystem oder in allen Theilen des Organismus auf einmal hervorbringen, wie sie durch functionelle Anpassung allein vielleicht nicht in Tausenden von Generationen entstanden sein würde. Ein eclatantes Beispiel dieser Art beschreibt von einer Pflanze W. Knop[3]). Er sah bei Maispflanzen nach Vertauschung der schwefelsauren Magnesia der Nahrung mit unterschwefelsaurer Magnesia eine Umwandlung des ganzen Blüthenstandes mit Umänderung der Blüthen selber entstehen, sodass an den meisten Pflanzen gar nicht mehr die Form eines Maiskolbens entstand. Nur an den niedrigsten Pflanzen traten später aus einer der unteren Blattscheiden die Spitzen der Hülle eines Maiskolbens hervor. Kölliker erwähnt[4]) gleichfalls ein sehr interessantes [**207**] Beispiel, indem er sagt, dass bei mangelnder oder ungenügender Luftzufuhr zum bebrüteten Ei im Gefässhof des Hüherembryo sich die von E. Klein irrthümlich als normale Vorkommnisse beschriebenen Endothelblasen mit vielen Kernen und endogener Knospung ausbilden und zur Bildung von Blutgefässen in einer vom normalen Vorgange durchaus abweichenden Weise führen.

Da ferner, wie wir sahen, sehr Vieles in den Gestaltungen theils schon im Embryo und noch mehr im Erwachsenen von der Wirkung von Reizen abhängt, und da uns zugleich die Pathologie lehrt, dass

---

[1]) Siehe dagegen Seite 208 Anm. wonach statt chemischer Aenderungen, „Aenderungen der Structur des Keimplasson oder Keimplasma" zu setzen ist, welche aber vielleicht durch geänderte chemische Einwirkungen, wie Aenderung der Nahrung veranlasst sein können.]

[2]) Bulletin de la Société géol. de France. 2. sér. T. 10. S. 355. Cit. nach G. Seidlitz. Die Darwin'sche Theorie. 1875. S. 50.

[3]) Berichte der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. 30. 1878. S. 39.

[4]) Kölliker, Entwickelungsgesch. des Menschen etc. 1879. S. 177.

Digitized by Google

die Gewebe ausser auf die functionellen Reize auch noch auf andere, fremde Reize gestaltend reagiren, so ergiebt sich von selber, dass die Bildungen verändert werden, von der normalen Gestaltung abweichen müssen, wenn die Gewebe der Einwirkung fremder Reize unterworfen werden. Eines der einfachsten Beispiele ist die Ausbildung des angeborenen Plattfusses, welcher nach MARTIN, VOLKMANN, LÜCKE, O. KÜSTNER[1]) u. A. bei absolutem oder relativem Mangel an Fruchtwasser und daraus folgendem directen Druck der Gebärmutter auf die Kindestheile entsteht.

Wenn nun aber, wie thatsächlich der Fall, die Entwickelung zumeist in normaler, typischer Weise abläuft, so beweist dies einen sehr vollkommenen Schutz des Organismus gegen andere, als die normalen Reize. Es beweist, dass die normalen formbildenden Reize im Embryo selber producirt werden, ohne äussere Einwirkungen.

Wenn im jugendlichen Individuum künstliche Hyperämie eines Theiles hervorgerufen, ihm also mehr Blut zugeführt wird, als er selber zufolge der ihm vererbten Eigenschaften auf dem Wege der oben erwähnten Selbstregulation sich zu verschaffen vermag, so entsteht abnorm starkes Wachsthum, also abnorme Bildung, da die Theile in diesem Stadium noch ohne Function wachsen [208] können. Selbst im erwachsenen Individuum musste noch einigen Geweben, den Deckepithelien und den Stützgeweben, die Möglichkeit zuerkannt werden, blos in Folge künstlich vermehrter Nahrungszufuhr stärker zu wachsen. Jeder Arzt kennt die oft sehr beträchtlichen Knochenverdickungen des Schienbeins nach einmaligen heftigen mechanischen Insulten (wobei nebenher aber auch die Osteoblasten selber gereizt werden) [und es ist erstaunlich, wie lange hier die productive Wirkung die auslösende Ursache überdauert], sowie die Vermehrung des Bindegewebes bei chronischen Entzündungen. Diese Bildungen sind aber nicht dauerfähig, sondern sie schwinden allmählich wieder nach dem Maasse und nach der Geschwindigkeit des Stoffwechsels, welchem das betreffende Gewebe unterworfen ist. Eine Restitution des so Geschwundenen nach dem

[1]) LANGENBECK's Archiv. Bd. XXV. Heft 2.

Digitized by Google

Aufhören der Entstehungsursache kann nicht stattfinden, ausser wenn die Bildung durch vieljährige Dauer der Ursache zu einer stabilen, aus sich selbst erhaltungsfähigen geworden ist [?]. Uebrigens muss auch hier wieder, wie schon oben, daran erinnert werden, dass wir zumeist nicht wissen, ob selbst bei diesen Geweben die durch den Reiz hervorgebrachte Hyperämie die alleinige Ursache der Gewebsvermehrung gewesen ist.

Da also die functionellen Reize so viel Zweckmässiges hervorbringen, so ist noch ein Wort über die functionelle Reizcentralisation des ganzen Individuums zu sagen, indem von ihr die für das Ganze zweckmässige Ausbildung der Theile abhängt. Die vom Gehirn ausgehenden Willensimpulse gehen durch die Ganglienzellenlager und die Nerven zu den Muskeln und beeinflussen damit, neben der Ausbildung dieser Theile, zugleich auch die ihrer Stützorgane, der Neuroglia (des Nervenkitts), der Sehnen, Knochen, Knorpel, Bänder und Fascien in quantitativer Weise. Indem von diesem Willenscentrum vermittelst der Bewegungsorgane auch die Einführung von Substanzen in den Körper stattfindet, unterliegen auch die Reize, welche von der inneren Oberfläche aus auf den Körper, auf die Verdauungs- [209] organe wirken, der Selbstregulation des Ganzen, und das Gleiche gilt, aber nur in unvollkommenerer Weise für die äussere Oberfläche und die Sinnesorgane treffende Reize, an welche sich der Organismus im Uebrigen zwangsweise anpassen muss. Diese Bildungen sind somit zum Theil wirklich einem zweckthätigen Willen entsprechende, also teleologische, obschon auf mechanische Weise vermittelte und hervorgebrachte. Diese Eigenschaft schliesst aber nicht aus, dass sie auch dem Ganzen nachtheilig werden können, sofern der Wille, wie z. B. bei Ueberanstrengung oder Nahrungsverweigerung, seinem Träger Nachtheiliges intendirt.

So kann durch die züchtende Wirkung des Kampfes der Theile und durch das dabei zum Siege gelangte Reizleben auf dem nächsten Wege eine Vollkommenheit der Organisation entstehen, welche man bis vor wenigen Jahren kaum geahnt hat, und die wir im Einzelnen auch jetzt noch nicht im vollen Maasse kennen. Wenn die Anpassung der Gewebe an die functionellen Reize eine

Digitized by Google

vollkommene geworden ist, wird das Organ ausgebildet bis zur abstractesten, aber materiellen Definition seiner Function, es wird ihr angepasst bis in's kleinste fungirende Theilchen; jedes einzelne Organ und das aus ihnen zusammengesetzte Ganze erhält eine Vollkommenheit, wie wir sie bei unseren eigenen Werken blos theoretisch construiren, aber nicht practisch darstellen können. Es entsteht eine Zweckmässigkeit der Einrichtungen, wie sie das summirende und steigernde Princip DARWIN's und WALLACE's, der Kampf um's Dasein unter den Individuen, für sich allein nie hätte hervorbringen können, wie sie blos durch das fortwährende Zusammenwirken des Kampfes der Individuen mit dem Kampfe der Theile möglich geworden ist.

Solche eventuelle Vollendung der Theile bis zur materiellen Definition ihrer Function für das ganze Individuum mehr und mehr an den Organen und Geweben im Einzelnen aufzusuchen, wird zu den nächsten Aufgaben der Forschung gehören, insbesondere aber ist dies nöthig für die bisher fast ganz unbeachtet gebliebenen Functionen der verschiedenen Bindesubstanzen.

[Alle diese durch Züchtung im Kampfe der Theile bedingten, sowohl qualitativ differenzirenden wie gestaltenden Leistungen haben zunächst nur Werth für das betreffende Individuum.

Soweit aber die Entstehung der diesen Züchtungen zu Grunde liegenden assimilationsfähigen Qualitäten schon irgendwie im Keimplasson begründet war, sind diese Variationen in Folge der Continuität des Keimplasson und ihrer Assimilationsfähigkeit auf die Nachkommen übertragbar (s. Nr. 6 S. 807). Indem der Process der Züchtung und functionellen Gestaltung sich bei der Entwickelung jedes Individuums wiederholt, können diese Eigenschaften der ganzen Art zu Gute kommen. Indem ferner durch den Kampf um's Dasein unter den Individuen solche Individuen erhalten blieben, welche zufolge der Beschaffenheit des Keimplasson, aus dem sie entstanden sind und von dem sie noch einen Rest zur Fortpflanzung in sich tragen — diese günstigeren Eigenschaften in höherem Maasse auszubilden vermochten, könnte also auch eine erhebliche Steigerung dieser Eigen-

Digitized by Google

schaften durch Züchtung (im Kampfe der Individuen) stattfinden; dies umsomehr als, wie wir sahen, die grosse, durch den Kampf der Theile bedingte Ausbreitung der neuen Qualitäten im Individuum ihren eventuellen Vortheil und damit ihre Züchtbarkeit, also auch diejenige der ihnen zu Grunde liegenden Keimesvariationen sehr erhöht.

Alles das geschieht schon ohne in Thätigkeittreten des zweifelhaften Principes der Vererbung vom mehr oder weniger entwickelten Individuum „erworbener", „somatogener" Eigenschaften. Es geht dabei aber immer der durch den Kampf der Theile im Organismus erworbene höhere Grad von Anpassung mit jedem Individuum wieder verloren.

Sofern jedoch auch noch Vererbung „erworbener" Eigenschaften des Individuums stattfinden sollte, könnte sich auch dieser letztere grosse Theil von nützlichen Gestaltungen, entsprechend der Grösse dieser Vererbbarkeit direct auf die Nachkommen übertragen.

Der Antheil des in diesem Buche entwickelten Kampfes der Theile und der auf ihm beruhenden functionellen Anpassung an der Entwickelung des ganzen Organismenreiches wäre alsdann ein vielmal grösserer als ohne dieses Vermögen, jawohl sogar ein erheblich grösserer als der des Darwin'schen Kampfes um's Dasein unter den Individuen.

Der Kampf der Theile oder die Theilauslese im Individuum wäre also damit für die Entwickelung des ganzen Organismenreiches ein viel wichtigeres Princip als der Kampf und die Auslese unter den Individuen[1]).]

[Nach der (in der ersten Auflage dieser Schrift erfolgten) Darlegung der theoretischen Wirkungsmöglichkeit der erörterten

[1]) Wenn es bei wissenschaftlichen Bestrebungen überhaupt ein persönliches Interesse geben könnte, so würde ich als Begründer der Lehre von den zweckmässig gestaltenden Wirkungen des Kampfes der Theile somit von allen Descendenztheoretikern das höchste Interesse an der Bewahrheitung und Anerkennung der „Vererbung somatogener Eigenschaften" haben.

Ich betrachte aber die Weismann'sche Lehre von der Continuität des Keimplasson und der Vererbung blos der Variationen dieser Substanz unter Beseitigung des Principes der Vererbung somatogener Eigenschaften als eine so grosse Erleichterung für unser Erkenntnissvermögen, dass ich dringend wünsche, diese Lehre möge sich mehr und mehr bewahrheiten].

Digitized by Google

drei Principien der Theilauslese, der functionellen Anpassung und der eventuellen Vererbbarkeit ihrer Wirkungen lag die Aufgabe vor, die thatsächliche Wirkungsgrösse derselben zu ermitteln.

Diese Aufgabe ist bezüglich zweier Principien inzwischen von mir in Angriff genommen worden. Bezüglich der Theilauslese zeigte sich jedoch sehr bald, wie schon (Seite 276) erwähnt, dass es uns noch viel zu sehr an der Kenntniss von den physiologisch wechselnden (nicht auf die Nachkommen der Zellen übertragbaren) Ungleichheiten der Zellen desselben Gewebes und der Zelltheile, also an Kenntniss vom Leben der Gewebe und Zellen fehlt, um schon jetzt mit Aussicht auf Erfolg nach Züchtung dauernder, übertragbarer Qualitäten forschen zu können.

Die Frage der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften ist inzwischen theoretisch in ausgezeichneter Weise von Weismann, Orth, Ziegler, Friedr. Rohde u. A. bearbeitet worden; und einige Autoren haben dieselbe bereits experimentell in Angriff genommen, sodass wir hoffen dürfen, dass allmählich mehr Sicherheit in unsere Kenntnisse auch auf diesem überaus wichtigen, aber auch äusserst schwierig zu bearbeitenden Gebiete kommt.

Den thatsächlichen Wirkungsumfang der functionellen Anpassung an der Gestaltung des Individuums habe ich in einigen Beiträgen zur Morphologie der functionellen Anpassung bezüglich der Leistungen des Binde-, Muskel- und Knochengewebes zu ermitteln begonnen (Nr. 7, 8 und 9). Dasselbe geschah für Knochen von Jul. Wolff, für Muskeln von Strasser und Nothnagel, vom letzteren Autor auch für Drüsen sowie von Ribbert und Eckhardt und A., für Gefässe von Thoma und Nothnagel (s. Cap. I.). Es ist jedoch bemerkenswerth, dass die Mehrzahl dieser Autoren blos als Specialisten diese Arbeiten gemacht hat ohne Kenntniss von den weiteren Principien, die in diesem Buche vertreten sind und daher auch ohne Anschluss an dieselben.

Einige dieser Arbeiten sind weder experimentell noch knüpfen sie an pathologische Thatsachen, an Naturexperimente an, sondern ziehen Schlüsse aus normalen Bildungen und Vorgängen; sie liefern also nur indirecte Beweise, von denen man sich jedoch stets erinnern muss, dass sie für sich allein nie volle Sicherheit

Digitized by Google

gewähren können, sondern erst noch des experimentellen Beweises zur Ergänzung bedürfen.]

[In vorstehender Schrift wurde die functionelle Anpassung in doppelter Weise verwandt:

erstens als Princip der Ableitung der sogenannten directen Entstehung des Zweckmässigen (s. S. 157),

zweitens als Princip der ontogenetischen Ableitung einer grossen Anzahl „typischer" Einzelgestaltungen von einer Minderzahl vererbter gestalteter Charaktere aus, also zur Entlastung des Etat typischer vererbter Einzelgestaltungen, somit in anderer Terminologie zur Entlastung des Etat der Evolution unter Vergrösserung des Etat der Epigenesis, diese Begriffe in dem von mir eingeführten, vertieften Sinne (Bd. II, S. 4) gefasst.

Ueberblicken wir im Allgemeinen die empirisch gewonnenen Resultate über den Wirkungsumfang der functionellen Anpassung so hat sich die vermuthete Grösse in Bezug auf directe Anpassung für Knochen-, Muskel- und Drüsengewebe und für Gefässe an neue Verhältnisse durchaus bestätigt. Ueber das bezügliche Verhalten des Bindegewebes ist noch keine experimentelle Arbeit publicirt werden; doch habe ich eine solche unternommen und erkannt, dass bei diesem Gewebe der Antheil der functionellen Anpassung an der Ausbildung rein functioneller Structuren während des postembryonalen Lebens dadurch herabgesetzt wird, dass die Inactivitätsatrophie nur sehr langsam vor sich geht, so dass nicht mehr gebrauchte Fasern sehr lange Zeit erhalten bleiben, wodurch die Reinheit der functionellen Anordnung des durch die ausgeprägte Activitätshypertrophie in den Richtungen stärkster Beanspruchung Gebildeten beeinträchtigt wird; dies wird in der bezüglichen Specialarbeit genauer dargelegt werden.

Was den empirischen Antheil der functionellen Anpassung an der „typischen" Ontogenese angeht, so scheint derselbe erheblich kleiner zu sein, als es bei sparsamster Anwendung des Principes der Evolution der Fall sein würde; das heisst, es entstehen manche ontogenetischen Bildungen, die bei nur wenigen

Digitized by Google

gegebenen gestaltenden Factoren leicht durch functionelle Anpassung hergestellt werden könnten, trotz dem Vorhandensein dieser Factoren gleichwohl selbstständig.

Ich erinnere hier nur an die ziemlich weitgehende Ausbildung des ersten Blutgefässsystemes beim Fehlen des Embryo in Hühnereiern, sowie nach J. Loeb an Embryonen mit gelähmten Herzen (s. S. 83 u. 326), an die selbstständige Anlage der Gelenkformen etc. Es wird also auf diesem Gebiete sehr zahlreicher Einzeluntersuchungen bedürfen, um den wahren Antheil des Principes der functionellen Anpassung an den typischen Gestaltungen zu ermitteln.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass auch einige Autoren Einwendungen gegen die functionelle Anpassung erhoben haben; denselben kommt jedoch eine ernstliche Bedeutung nicht zu; sondern es geht aus den Ausführungen hervor, dass ihre Urheber sich nicht in genügendem Maasse in das Gebiet vertieft haben[1]), um ein begründetes Urtheil abgeben zu können.

---

[1]) Dies betrifft Aeusserungen von W. Pfitzner und B. Solger.

W. Pfitzner hat gefunden*) (S. 62), dass kräftige Individuen wenig entwickelte Muskelansatzleisten am Hand- und Fusssceleten haben können, während weibliche Personen mit schlaffer, schlecht entwickelter Musculatur scharfe Muskelleisten, starke Ansätze zeigten; er glaubt daher, dass die stärkere Ausbildung aller jener Muskel- und Bandansätze mehr oder weniger pathologischer Natur ist. „Nicht die Muskeln sind stärker, sondern die Knochen sind schwächer als normal" (vergl. S. 345 Anm.). Weiterhin hat Pfitzner**) beobachtet, dass in 24 von 158 Fällen das erste distale Sesambein des Fusses fehlte, gleichwohl aber die Endphalanx eine wohlausgebildete überknorpelte Facette zeigte, die auch noch nach der Maceration als solche deutlich zu erkennen und scharf abgegrenzt war. Er betont zugleich, dass die echten Sesambeine nicht erst durch den Druck entstehen, sondern nach Rettерer schon frühzeitig im Embryo angelegt werden, also selbstständig vererbte Scelettheile sind.

Auf Grund dieser Beobachtungen ergeht sich Pfitzner, welcher „nie an functionelle Anpassung geglaubt hat", in Andeutungen des Inhaltes, dass die moderne Auffassung von der Bedeutung der Function für die Gestaltung und Erhaltung der Scelettheile eine verfehlte sei. Er fragt (S. 612): „Kann die Function ein Ding aus nichts erschaffen?" giebt aber nicht an, wer solches vertreten habe; siehe im Gegentheil S. 173.

---

*) Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätensceletes, II. Maassverhältnisse des Handsceletes, III. Maassverhältnisse des Fusssceletes. Jena 1891. S. 61—66; in „Morphol. Arb.", herausgegeb. von G. Schwalbe, Heft 1.

**) Dasselbe, IV, Die Sesambeine des menschlichen Körpers. Jena 1892. S. 696—698.

Digitized by Google

V.

Ueber das Wesen des Organischen.

[**210**] In der unendlichen Mannigfaltigkeit des Naturgeschehens kennen wir Eine Art von Processen oder, um uns landläufiger auszudrücken, von Gebilden, in denen Processe ablaufen, welche sich durch eine Summe von Eigenschaften so augenfällig von allem anderen Geschehen unterscheidet, dass sie schon in früher Zeit zur Eintheilung alles Seins und Geschehens in organisches und anorganisches geführt hat.

Trotzdem aber gelang es nicht, das eigentliche Wesen dieser Processe klar zu erfassen und zu definiren, wenn sich auch jedes Zeitalter daran versucht hat.

[Es seien hier wenigstens einige Definitionen von hervorragenden Autoren der letzten Zeit citirt:

H. Spencer[1]) definirt das Leben, als „eine bestimmte Combination ungleichartiger, sowohl gleichzeitiger als aufeinander folgender Veränderungen" und bezeichnet schliesslich als allgemeinste und vollkommenste Definition vom Leben folgende Formulirung: „Die fortwährende Anpassung innerer Relationen an äussere Relationen".

Mir scheint, aus dem Umstande, dass vielleicht manche Einzelheiten in der Gestaltung der Organe mit Unrecht der functionellen Anpassung zugeschrieben worden sind, ist nicht zu schliessen, dass das Princip an sich falsch sei, ganz abgesehen davon, dass seine Wirkungen an den Muskeln, der Knochenstructur, der Weite der Gefässe etc. etc. direct nachgewiesen sind (siehe auch S. 373 u. Bd. II, S. 231). Der Fall von der überflüssigen Gelenkfacette bedarf noch der Nachprüfung unter Berücksichtigung der localen Druckverhältnisse.

Auch an den von ihm ausführlich behandelten Sesambeinen selber hätte Fitzner Gelegenheit gehabt, die Wirkungen der functionellen Anpassung zu erkennen; er konnte wahrnehmen, dass diese in ihren speciellen Verhältnissen sehr variablen Gebilde in ihrer Structur der durch diese Variation erlangten speciellen Function angepasst sind, indem diejenigen Sesambeine, welche, resp. an den Stellen, wo sie, in wechselnder Richtung gedrückt werden, rundlichmaschige Spongiosa haben, während sie an anderen Stellen, wo sie immer in ein und derselben Richtung gedrückt werden, die entsprechende Spongiosa rectangulata (s. Nr. 9, S. 150 u. 157) darbieten.

Gegen die functionelle Bedeutung der Knochenstructur wendet sich B. Solger; diese Einwendungen sind Nr. 9, S. 157 Anm. besprochen].

[1]) Die Principien der Biologie, deutsch von B. Vetter, Bd. I, S. 74, 1876.]

Digitized by Google

Diese Definition ist in der That sehr „allgemein", so sehr, dass sich der concrete Inhalt des Lebens beinahe verflüchtigt hat und Niemandem daraus klar wird.

Viel bezeichnender ist die Definition HAECKEL's[1]). Er sagt: „Da es Organismen ohne Organe giebt, müssen wir die morphologische Definition, dass lebende Körper Naturkörper sind, welche aus Organen, d. h. aus verschiedenen, dem Ganzen dienenden Werkzeugen bestehen, verlassen und den Begriff Organismus auf physiologischer Basis begründen und nennen demgemäss Organismen alle jene Naturkörper, welche die eigenthümlichen Bewegungserscheinungen des „Lebens" und namentlich ganz allgemein diejenige der Ernährung zeigen. Anorgane dagegen nennen wir alle diejenigen Naturkörper, welche niemals die Functionen der Ernährung, und auch keine der anderen specifischen „Lebensthätigkeiten" (Fortpflanzung, willkürliche Bewegung, Empfindung) ausüben". „Wachsthum" haben wir hier nicht aufgeführt, weil dasselbe auch gleicher Weise den anorganischen Individuen (den Crystallen) zukommt und die Fortpflanzung nicht, weil dieselbe vielen (geschlechtslosen) organischen Individuen abgeht[2]).]

Je nach dem Standpunct, auf welchem man stand, je nach den naturwissenschaftlichen Kenntnissen, welche man besass, musste das Urtheil verschieden ausfallen und der Wahrheit mehr oder weniger nahe kommen. So ist es erklärlich, dass der grösste Naturforscher des Alterthums, ARISTOTELES, eine der besten, bis in die neuere Zeit gültigen Definitionen gegeben hat. Er erkannte, dass in den organischen Wesen jeder Theil bestimmte Verrichtungen habe, dass er ein Werkzeug, *ὄργανον*, für das Ganze sei, und nannte daher das Ganze „Organismus", Complex von Werkzeugen. Seitdem man indessen lebende Wesen ohne besondere Organe hatte kennen lernen, Wesen,

[1]) Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I. S. 112, 1866.]

[2]) Eine Zusammenstellung vieler Definitionen und eine eigene Fassung findet sich bei CARL HAUPTMANN (Die Metaphysik in der modernen Physiologie. Dresden 1893, S. 320 u. f.). Dieser Autor spricht folgende Auffassung aus (S. 327): „Man kann die Lebewesen, den organischen Körpern gegenüber, ganz allgemein als Systeme charakterisiren, in denen nicht einfache Massentheilchen, sondern verschiedene Processe sich gegenseitig im Gleichgewicht halten und kann danach die Lebewesen von den statischen Systemen crystallisirter, crystallinischer oder amorpher Anorgane als dynamische Systeme unterscheiden"].

Digitized by Google

welche blos ein Continuum von gleichartig erscheinender Substanz darstellen, wurde zweifelhaft, ob diese Definition das Wesen, [**211**] oder nur eine hervorragende Eigenschaft der höheren Organismen bezeichnete; und die Philosophen hatten ihr schon vordem ihren Beifall entzogen, weil ihnen die „Innerlichkeit," die zusammenfassende Seele dabei zu fehlen schien.

Wir wollen versuchen, ob wir vom Standpuncte der Gegenwart die Frage ein wenig weiter zu fördern, uns dem Wesen des Organischen ein wenig mehr zu nähern vermögen.

Die „Verbindung vieler sichtbar verschiedener Theile zu einem Ganzen" kann also nicht das Wesen der Organismen ausmachen, da es lebende Wesen ohne diese Verschiedenheit der Theile giebt. [Diese Distinction knüpft also nur an den vulgären Begriff der „verschiedenen" Theile der Organe als macro- und microscopisch sichtbar verschiedene Theile an. Aber genau genommen müssen entsprechend verschiedene Theile auch schon in jedem kleinsten blos der Assimilation fähigen Theilchen des Protoplasma (Isoplasson) vorhanden sein (siehe Bd. II, S. 79 u. 84).]

Ebenso wenig können die psychischen Functionen der Organismen das Wesentliche bilden, denn wir haben keine sicher gegründete Veranlassung, sie auch den niedersten thierischen Organismen und den Pflanzen zuzuerkennen. Soweit wir diese Lebewesen kennen, können sie alle an ihnen beobachteten Functionen ohne Bewusstsein verrichten (siehe jedoch Bd. II, S. 43).

Ebenso wenig kann das „mechanische Gedächtniss," das Ueberdauern der Wirkung über die Ursache als Characteristicum dienen, denn es ist nach dem Gesetze der Trägheit eine allgemeine Function der Materie oder richtiger eine Eigenschaft alles Geschehens.

Auch nicht das „Für-Sich-Sein" ist hier anzuführen, denn dieses kommt jedem durch seine Consistenz oder sonstige besondere Qualitäten von der Umgebung gesonderten Processe ebenso viel oder richtiger ebenso wenig zu; denn streng genommen besteht es nirgends, sondern ist blos ein festeres unter sich Verbundensein und in Wechselwirkung stehen als mit der Umgebung, und der Grad desselben ergiebt sich aus der Art der Unterscheidung von der Um-

Digitized by Google

gebung und der Art der Verknüpfung unter sich ganz von selbst. [Diese Verknüpfung und Beschaffenheit der Theile ist aber bei den Organismen derart, dass alle Theile so zusammenwirken, dass sie das Ganze als solches, also in seiner Besonderheit erhalten; und da das Ganze aus lauter Insubstantiirungen von Processen besteht, dass also diese Processe andauern, länger dauern, als wenn die Theile nicht für einander wirkten (s. Bd. II, S. 217).]

Es ist ferner weder die Aufnahme und der Verbrauch von lebendiger Kraft, noch die Umsetzung von Spannkraft das Wesen; denn [**212**] beide Arten des Kraftwechsels kommen im anorganischen Geschehen fortwährend vor. Und ebenso wenig ist es der Stoffwechsel in Verbindung mit dem Kraftwechsel; denn die Verbindung beider zeigt uns täglich die Verdampfung an der Oberfläche des Wassers, die Verwitterung der Felsen etc.

Auch nicht eine bestimmte Consistenz oder sonstige physicalische Beschaffenheit bildet das Wesen der lebenden Stoffe, wenn gleich schon für die thätigen Theile derselben Schwankungen in dieser Beziehung blos innerhalb gewisser enger Grenzen vorkommen; aber es giebt nicht lebende Stoffe von derselben weichen, colloiden Beschaffenheit, auch lassen sich die Lebenserscheinungen nicht aus diesen Eigenschaften allein ableiten. Diese Beschaffenheiten können demnach blos als günstige, vielleicht nothwendige Vorbedingungen angesehen werden. Das Gleiche gilt von der Concentration, welche von den 12 Procent Wasser der Hülsenfrüchte bis zu den 98% Wasser, welche in den Quallen von den zwei Procent fester Theile zu organischer Masse verbunden werden, schwankt.

Vielleicht ist eine gewisse gemeinsame chemische Zusammensetzung etwas Wesentliches, denn die Schwankungen in dieser Beziehung sind nicht sehr grosse, aber wohl nicht das Wesen selber; da die chemische Constitution des pflanzlichen Protoplasmas von derjenigen des thierischen Protoplasma bei seiner fast entgegengesetzten chemischen Wirkungsweise jedenfalls sehr verschieden ist[1]).

[1]) Genaueres über diese Puncte siehe in E. Haeckel's Genereller Morphologie 1866 und H. Spencer, Principien der Biologie 1864.]

Digitized by Google

Nach Ausschluss dieser Eigenschaften bleiben blos noch wenige, welche in den engeren Kreis der Betrachtung gezogen werden müssen.

Zunächst gilt als wesentliches Characteristicum die Sensibilität oder Reizbarkeit, weil sie allen lebenden Wesen, wenn auch nicht allen Theilen derselben, eigen ist. Es ist die Fähigkeit organischer Gebilde, auf Einwirkung lebendiger Kräfte, dem sogenannten „Reiz" ihre Gestalt in einer Weise zu ändern, welche nicht als einfach passive Umgestaltung durch die äussere Einwirkung angesehen werden kann, sondern nur durch „Erregung", das heisst durch Auslösung eines bestimmten Vorganges [**213**] in der Materie möglich ist, welcher in Erhöhung der Cohäsion oder in dem Wegfalle innerer Widerstände gegen letztere besteht und mit Verbrauch aufgespeicherter Energie verbunden ist.

Diese Reaction in der Form der „Reflexbewegung" ist nur ein Specialfall der allgemeinen Reactionsfähigkeit aller Stoffe; aber obgleich es anorganische Stoffe giebt, welche, wie z. B. ein Gemenge von Chlorgas und Wasserstoff, durch Zufuhr geringer Mengen lebendiger Kräfte auch unter chemischer Umsetzung in ihrer Cohäsion verstärkt werden, indem sie sich zu Körpern von geringerem Raume verdichten, so ist doch die Reflexbewegung in so hohem Maasse von allen anorganischen Reactionen verschieden, dass sie als ein charakteristisches Merkmal des Lebens angenommen werden kann.

Indessen für sich allein genügt sie nicht zur Charakterisirung. Niemand wird, die anderen Eigenschaften weg gedacht, ein Gebilde mit dieser Eigenschaft als „lebendes" bezeichnen; und wir können uns auch organische Processe mit Stoffwechsel, Wachsthum, bestimmter Gestaltung vorstellen ohne diese Eigenschaft; nichts beweist uns, dass diese Eigenschaft dazu unerlässlich wäre. Doch greifen wir damit schon dem Folgenden vor. Die Sensibilität kann daher gleichfalls nur als eine eigenthümliche und, wie wir sehen werden, sehr nützliche Nebeneigenschaft bezeichnet werden.

Gehen wir nun zur Prüfung des Verhaltens der Lebensprocesse in den aprioristischen Eigenschaften alles Geschehens, in dem räumlichen und zeitlichen Verhalten über, so sei zunächst das räumliche

Digitized by Google

Verhalten, das der Ausbreitung des Lebenden besprochen. Hier treffen wir auf wichtige Eigenschaften, auf das Wachsthum und die Fortpflanzung.

Das Wachsthum ist indess keine selbstständige Eigenschaft, sondern es bezeichnet blos das quantitative Verhalten einer anderen Eigenschaft, der Assimilation, und wird daher [**214**] als in Abhängigkeit von dieser betrachtet werden müssen. Als einfaches Grösserwerden kommt Wachsthum bekanntlich auch bei den Anorganen vor, so bei den Crystallen, und ebenso auch als Ausbreitung eines im Anfang auf ein kleineres Gebiet beschränkten Processes auf grössere Dimensionen, wie bei der Luftbewegung durch Insolation oder bei der Verdampfung oder der Nebelbildung etc.

Aehnliches gilt von der Fortpflanzung, dem von Haeckel sogenannten „Wachsthum über das individuelle Maass hinaus". Sie ist gleichfalls abhängig von der Eigenschaft der Assimilation. —

Aber das zeitliche Verhalten der organischen Processe ist von grosser Bedeutung.

Die organischen Processe sind, soweit wir gegenwärtig urtheilen können, seit ihrer ersten Entstehung von ununterbrochener Dauer gewesen. Wir sind gezwungen eine fortlaufende Continuität derselben vom Beginne an anzunehmen[1]). Indessen giebt es auch anorganische Processe, welche seit ihrer Entstehung ewig continuirlich sind wie das Organische, und nur in Intensität und Ausbreitung wechseln. Ewig ununterbrochen ist die Verwitterung an den Felsen, ewig ist der Wellenschlag des Meeres, ewig verdampft das Wasser, ewig scheint die Sonne seit ihrer Entstehung.

Dies beweist, dass die ewige Dauer, die Continuirlichkeit des Geschehens, an sich nicht das Wesen des Organischen trifft; und doch ist diese Dauer absolut nöthig. Denn wir wissen, dass, wenn

[1]) Der Lebensprocess selber braucht nicht continuirlich zu sein, sondern blos die ihn bedingende, specifisch structurirte Substanz. Dies ergiebt sich aus der Entwickelungsfähigkeit seit Jahrtausenden in den Pyramiden Aegyptens ruhender Getreidesamen, aus dem Wiederaufleben zum Klingen und Zerspringen hartgefrorener Frösche (W. Preyer), wenn sie ganz langsam aufgethaut werden und aus dem Vermögen mancher niederster Organismen nach langdauernder Eintrocknung bei Wasserzusatz wieder aufzuleben (siehe W. Preyer, Der Kampf um's Dasein. Bonn 1869, S. 39, Anm. 3).]

Digitized by Google

einmal die Continuität der lebensfähigen Substanz wirklich unterbrochen ist, sie durch nichts wieder hergestellt werden kann, dass der Faden dauernd zu Ende ist. Kein Naturforseher stellt heut zu Tage in Abrede, dass die höheren Organismen continuirlich sich von niederen, einfacheren und einfachsten abgeleitet haben. Also müssen die organischen Processe dauerfähig gewesen sein. Die ununterbrochene „Dauerfähigkeit" ist die unerlässliche Vorbedingung [**215**] des Organischen, obgleich sie keinen Unterschied von den anorganischen Processen einschliesst.

Diese Thatsache wird bezeichnet durch die Fundamentalsätze;

Omne vivum ex ovo, HARVEY.

Omnis cellula et cellula, VIRCHOW.

Omnis nucleus e nucleo, FELMMING.

Wir werden zu untersuchen haben, durch welche Eigenschaft die Dauerfähigkeit bei beiden Arten des Geschehens garantirt wird.

Die anorganischen Processe sind physicalische und chemische. Die andauernden von ihnen sind entweder mit Ortswechsel oder Stoffwechsel oder Kraftwechsel verbunden; denn Process bedeutet Aenderung, also Wechsel. Sie sind daher mit Stoff-, Kraft-Verbrauch oder erstere, in gewissem Sinne auch mit Ortsverbrauch oder mit mehreren Arten des Verbrauches zugleich verbunden. Eine Kanonenkugel braucht zur stetigen Fortsetzung ihrer Bewegung stetig neuen Flug- oder Fallraum; und die ein Mal durchflogene Strecke ist für sie verbraucht.

Die anorganischen Processe „mit Stoff- und Kraftwechsel" dauern blos, weil und so lange die äusseren, sie fort und fort erzeugenden Bedingungen fortdauern; sobald sie nicht mehr von den äusseren Bedingungen erzeugt werden, geht auch der Process zu Ende. So läuft die Verwitterung fort, so lange die Atmosphärilien: Luft, Kohlensäure, Wasser die Gesteine berühren; und mit dem Aufhören dieses Zusammenkommens hört auch der Process auf; und wenn sie wieder zusammenkommen, beginnt der Process sofort wieder, weil er blos durch diese äusseren Momente bedingt ist. Der anorganische Process ist gar nichts für sich, sondern blos die Folge dieses räumlichen und zeitlichen Zusammentreffens der äusseren Componeten und des daraus sich ergebenden Zusammen-

Digitized by Google

wirkens. Er wird daher gewöhnlich auch gar nicht für sich betrachtet; und es wird Ungeübten schon schwer fallen, solchen Process, welcher z. B. in einer Schicht an der Oberfläche der Gesteine abläuft, wirklich mit organischen Processen, welche in discreten Wesen sich vollziehen, in der Vorstellung vergleichbar neben einander hinzustellen.

Anders ist der Lebensprocess: Seine Bedingungen sind nicht blos äussere, im Gegentheil, er ist etwas für sich und nicht „blos" von den äusseren Bedingungen abhängig. Wenn wir die äusseren Vorbedingungen der Organismen, z. B. die Nahrungsmittel der Pflanzen und Sonnenlicht vereinen, oder wenn wir dasselbe mit den Nahrungsmitteln der Thiere thun, es entstehen keine organischen Processe daraus. Nur wenn diese [**216**] Vorbedingungen in den organischen Process selber eingeführt werden, wird der Lebensprocess daraus vermehrt. Der Lebensprocess trägt also die Ursache seiner Erhaltung in sich selber, und die Nahrung ist blos die Vorbedingung; während die anorganischen Processe blos dieser äusseren Bedingungen bedürfen, um sofort zu entstehen.

Somit haben die organischen Processe eine Bedingung mehr zu erfüllen; und es könnte scheinen, dass sie damit um so schwerer dauerfähig sein werden, als die anorganischen Processe. Trotzdem ist das Resultat gerade das umgekehrte. Wir sehen den Lebensprocess dauerfähiger, wir sehen ihn [oder wenigstens sein specifisch structurirtes Substrat] in ewiger Continuität, sogar trotz des Wechsels mancher seiner Bedingungen.

Dazu muss er noch besondere Eigenschaften haben, welche ihm diese Dauer ermöglichen; wenn wir diese aufsuchen, müssen wir an die wesentlichen Eigenschaften des organischen Geschehens, an die unterscheidenden Merkmale vom Anorganischen herankommen.

Die erste Eigenschaft, welche ihn unter diesen ungünstigen Umständen in der Dauer begünstigt, ist die Assimilationsfähigkeit[1]). Sie besteht darin, dass der organische Process das Vermögen hat,

[1]) Ueber das Wesen der Assimilation siehe auch Bd. II S. 78, sowie in anderer als der hier behandelten Eigenschaft: B. Hatschecк, Hypothese über das Wesen der Assimilation, vorläufige Mittheilung, Lotos, 1894. Neue Folge Bd. 14.]

Digitized by Google

hat, fremd beschaffene Theile in ihm gleiche umzuwandeln, d. h. differente Atom- und Moleculargruppirungen in ihm gleiche umzugruppiren, also Fremdes qualitativ sich anzueignen und so das zur Dauer Nöthige sich selber zu produciren, wenn nur die Rohmaterialien dazu vorhanden sind. Das Wesen der Assimilation ist somit eine Art Selbstproduction, „Selbstgestaltung des zur Erhaltung, zur Dauer Nöthigen". Und diese ist schon ein wesentlicher Vorzug vor den anorganischen Processen.

[Das Vermögen der Assimilation, also der Bildung der lebenden Substanz gleicher Substanz aus fremder, nicht lebender, ermöglicht, wie wir (Seite 332) sagten, die Uebertragung des Gesetzes der Trägheit von den einfachen physicalischen Processen auf die Lebensprocesse, indem es die Grundlage der Vererbung bildet, d. h. die Grundlage der Uebertragung der Eigenschaften von Zelltheil auf Zelltheil, von Zelle auf Zelle und von dem zusammengesetzten Individuum auf seine Nachkommen, letzteren Falles vermittelt durch die Continuität des Keimplasson. (s. Nr. 6, S. 807)]. Aber von den anorganischen Processen hat auch einer die Eigenschaft der Assimilation und ist doch nicht fähig, sich dauernd zu erhalten: „die Flamme". [**217**] Auch sie hat die Fähigkeit, fremdes Material zu assimiliren.

In dem Grade der Assimilationsfähigkeit können verschiedene Möglichkeiten vorkommen, deren Dauerfähigkeit eine verschiedene und daher für unsere Untersuchung wichtige ist. Entweder assimilirt der Process weniger, als er verbrauchte, so musste er von selber bald aufhören. Diese Qualität schliesst also die Dauerfähigkeit principiell aus. Oder der Process assimilirt eben so viel, als er verbrauchte; dann wird er nie über den Umfang, in welchem er entstanden ist, hinauskommen; und wenn sich an seinem Entstehungs- oder jeweiligen Aufenthaltsort die Bedingungen ändern, wenn die Nahrung fehlt oder äussere störende Momente entstehen, so wird er vernichtet werden. Dass solche Aenderungen der Umstände eintreten, ist bei dem fortwährenden Wechsel im Naturgeschehen sicher anzunehmen. Dauerfähig können daher allein nur solche Assimilationsprocesse sein, welche mehr assimiliren, als sie verbrauchen. Wenn

Digitized by Google

dies in genügendem Maasse stattfindet, so dass sie sich über grössere Räume mehr und mehr verbreiten können, dann steigt entsprechend auch die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung im Wechsel der äusseren Bedingungen. Denn wenn auch der grösste Theil dabei zerstört wird, an irgend einer Stelle wird ein Theil erhalten bleiben.

Also neben der Assimilation ist das nächste allgemeine Erforderniss der organischen Wesen die „Uebercompensation" im Ersatze des Verbrauchten, das Wachsthum.

Diese Fähigkeit haben bekanntlich alle Organismen; wenn wir auch nicht wissen, wie sie selber zu Stande kommt. Aber sie lässt sich dynamisch definiren. Die Uebercompensation besteht darin, dass beim Ablauf des organischen Processes mehr Assimilationskräfte frei werden, als zum blossen Ersatze des Verbrauchten nöthig sind; oder umgekehrt, dass die Ueberführung fremden Materials in dem Organismus Gleiches [**218**] weniger Kräfte erfordert, als das assimilirte Material bei seiner Umsetzung bis zu den Endstadien des Processes zu liefern vermag, und dass diese gelieferten Kräfte Assimilationsfähigkeit haben.

Das einfachste und daher verständigste Beispiel von Assimilation bietet wiederum die Flamme. Sie zeigt uns oft durch Umsichgreifen in furchtbarer Weise ihre Eigenschaft, mehr zu assimiliren, als sie verzehrt. Trotzdem hat sie keine ewige Dauerfähigkeit auf der Erde. Dies liegt aber nicht an ihr, ihre Dauerfähigkeit ist im Gegentheil sehr gross und widersteht bekanntlich oft der Einwirkung der besten Dampffeuerspritze. Die Ursache ihres Zugrundegehens ist zumeist die Aufzehrung ihres Materials; und die sichtbare Verbrennung würde in der Natur wohl ebenso wie das Organische ewige Dauer haben, wenn sie nicht rascher verliefe, als die anderen Naturprocesse wieder Material zu schaffen vermögen. Im Organischen dagegen bestehen zwei Arten von entgegengesetzten Prozessen: mit Oxydation und mit Reduction verbundene Lebensprocesse, welche unter Selbstelimination des Ungeeigneten sich in ein ewige Dauer verbürgendes Gleichgewicht gesetzt haben.

Es kann fernerhin vorkommen, dass Processe auftreten, welche zwar mehr assimiliren, als sie verbrauchen, welche aber trotzdem

Digitized by Google

nicht alles, was sie verbrauchen, zur Assimilation verwenden, sondern bei denen noch Energie übrig bleibt, wo also der Process noch etwas „leistet", wie wir uns auszudrücken gewohnt sind, indem wir die Assimilation blos als Vorbedingung des letzteren Geschehens, der „Leistung", würdigen. So leistet die Flamme ausser der Uebercompensation in der Assimilation abgesehen von der Abgabe von Wärme an die Umgebung noch die Production von Licht. Diese Leistung trägt zu ihrer Erhaltung nichts bei, nützt ihr nichts, sondern ist vielmehr für die Assimilation und somit für die Dauerfähigkeit ein Verlust, eine Verschwendung. Solche Processe müssen daher ceteris paribus jenen nachstehen, welche [**219**] einen grösseren Antheil oder alle Kräfte zur Vergrösserung der Dauerfähigkeit verwenden.

Dieses Letztere braucht nun aber nicht blos in der Weise zu geschehen, dass alles direct auf Assimilation verwendet wird; sondern es kann auch auf dem Wege solcher *Leistungen* geschehen, welche der Dauerfähigkeit zu Gute kommen. So z. B. wenn die Leistung, wie die Bewegungsfähigkeit der Monere, die Nahrungserwerbsfähigkeit vergrössert. Durch Ausstrecken von Theilen des Körpers vergrössert die Monere ihren Ernährungsbezirk; und indem sie sich sofort zusammenzieht, wenn etwas an einen Fortsatz gekommen ist, nimmt sie mehr Nahrung auf, als wenn sie blos als Kugel daläge. Auch wird durch die Contractilität die Verdauung beschleunigt, indem bessere Vermischung der Theile im Inneren eintritt, und die Entstehung der Gleichmässigkeit ist daher nicht blos auf die langsame Wirkung der Diffusion angewiesen, ganz abgesehen von dem grossen Vortheil, welchen die freie Locomotion durch das Verlassen eines erschöpften Nahrungsbezirkes gewährt.

Eine derartige Leistung, welche dem Ganzen nützt, indem sie zu dessen Dauerfähigkeit beiträgt und aus diesem Grunde sich erhalten hat, heisst „Function" „Verrichtung für das Ganze". Die Lichtbildung ist also zwar eine „Leistung" der Flamme oder richtiger der Verbrennung, aber keine „Function" derselben in diesem biologischen Sinne; denn sie nützt derselben nichts; sie ist blos eine unnütze Ausgabe. Am besten wäre es für die Flamme, das nöthige Unterhaltungs- scil. Nahrungsmaterial als gegeben vorausgesetzt,

Digitized by Google

sie bildete nicht mehr, als sie zur Assimilation verwendet, sie wäre ein reiner Assimilationsprocess. So aber verzehrt sie nutzloser Weise rasend schnell ihr Nahrungsmaterial und bleibt hierin schon hinter den organischen Processen zurück.

Es besteht von früher her noch bei Vielen die Neigung, jeden Process, der in einem „Theile" abläuft, aber zum Nutzen des mehr oder weniger complicirten „Ganzen" ist, als etwas Wunderbares anzusehen. Indessen dieser Nutzen für die Dauer des [**220**] Ganzen liegt durchaus nicht in der „Absicht" der Theile. Die Theile leben blos für die eigene Erhaltung; und dass dabei etwas für die Erhaltung des Ganzen Nützliches geschieht, ist blos dadurch bedingt, dass allein solche Eigenschaften übrig bleiben konnten und übrig geblieben sind; während die jedenfalls millionenmal zahlreicheren Eigenschaften, Leistungen von Theilen, welche aufgetreten waren, ohne dem Ganzen zu nützen, das Ganze ruinirt und mit dem Ganzen sich selber von der Dauer ausgeschlossen haben. Aber es ist wohl unnöthig, die Wirksamkeit der Darwin'schen Principien hier nochmals zu erläutern. Wenn man sich nur immer erinnern will, dass alles Lebende was wir jetzt sehen, die summirten, „selbsterhaltungsfähigen" Restbestandtheile sind des ganzen bezüglichen irdischen Geschehens vor unserer Zeit. Alle Processe, welche nicht dauerfähig in sich selbst waren, oder trotz dieser inneren Fähigkeit nicht zugleich dauerfähig in den äusseren Verhältnissen waren, hörten eben auf; und wir finden von ihnen blos noch Spuren ihrer früheren Thätigkeit oder auch diese nicht; während alles, was im Lauf der Millionen Jahre und im ewigen Wechsel des Geschehens zufälliger Weise Dauerfähiges entstanden ist, sich aufgespeichert hat; genau so, wie sich bei uns die Culturerrungenschaften aus der Unsumme vergänglicher, ephemerer Leistungen aufhäufen.

Läuft der obige Leistungsprocess der Monere, die Bewegung continuirlich oder rhythmisch von selber ab, ohne jeweilige besondere äussere Ursache, so heisst er automatisch; findet er blos auf äussere Einwirkung hin statt, so heisst er reflectorisch. Das reflectorische Geschehen hat von vorn herein vor dem automatischen den Vorzug grösserer Dauerfähigkeit. Denn es sind in der Um-

Digitized by Google

gebung nie die gleichen Umstände constant. Eine gleichmässig fortgehende Leistung kann daher nicht immer den gleichen Nutzen haben; sie wird daher oft nutzlos, oft dagegen zu gering sein; letzteres wenn die äusseren Umstände günstiger sind, aber die Leistung nicht zu beeinflussen vermögen.

Dagegen stellen die reflectorischen Leistungen eine Wechsel-
[**221**] wirkung mit den äusseren Umständen, welche sie ausnützen sollen, her, die im höchsten Maasse günstig ist. Denn wenn die Umstände fehlen, wird auch die Leistung fehlen, wenn sie vorhanden sind, wird die Leistung entstehen; und je nach der Intensität der äusseren Umstände wird sich von selber auch die entsprechende Intensität der Leistung herstelleu. Die Reflexthätigkeit ist somit ein höchst zweckmässiger, d. h. die Dauerfähigkeit des Gebildes erhöhender Mechanismus der „Selbstregulation"; während die Automatie eine im Allgemeinen unzweckmässige Einrichtung, einerseits mit Materialverschwendung bei geringen und andererseits mit Insufficienz bei stärkeren Anforderungen, darstellt. Automatie wird daher blos bei constanten Verhältnissen, bei constanten Umständen und Bedürfnissen, also sehr selten von Nutzen sein, wie sie denn auch thatsächlich nur selten und nie vollkommen rein, z. B. bei den Wimperthieren oder bei den Herzganglien, vorkommt. Denn sie wird auch da immer noch durch äussere Umstände regulirt.

Mit der Leistung wird nun ein anderer Factor in dem Stoffwechsel von grösserer Bedeutung, der Verbrauch. So lange der Process blos Assimilationsprocess war, so lange also alles, was aus dem Material producirt wurde, in der Assimilation zur Uebercompensation, zum Wachsthum verwendet wurde, war der Verbrauch eigentlich blos eine günstige Vorbedingung der Vergrösserung des Individuums. Mit der Leistung aber traten Ausgaben ein, welche an sich die Assimilation nicht vergrössern, obgleich sie doch Material verzehren. Es werden in diesem Falle Processe nicht dauern können, in denen die Functionen mehr verzehren, als ersetzt werden kann. Dauerfähig werden blos diejenigen Lebewesen sein, in welchen ein öconomisches Gleichgewicht zwischen dem Materialverbrauch bei den Functionen und der Grösse des indirecten Nutzens für die

Digitized by Google

Assimilationsgeschwindigkeit besteht. Alle anderen Processe müssen zu Grunde gehen und sich somit aus der Reihe des Lebenden ausschalten.

[**222**] Mit der Leistung und dem durch sie bedingten Verbrauch tritt ein neues Erforderniss zwingend hervor, welches von der grössten Bedeutung ist und das ganze organische Geschehen beherrscht, die „*Selbstregulation*" in allen Verrichtungen.

Da die reflectorischen Leistungen die herrschenden sein müssen, diese aber ungleichmässig stattfinden, so muss auch der Verbrauch ungleichmässig, bald erhöht bald vermindert sein; und es ist nun die Frage, wie sich dazu die Assimilation stellt. Geht sie gleichmässig fort, so wird bald Ueberschuss bald Gleichgewicht, bald, bei starker anhaltender Function, Tod also Selbstelimination eintreten. Es können somit blos solche Processe andauern, bei welchen die Assimilation in Abhängigkeit von dem Verbrauche oder von dem Reize ist, welcher den Verbrauch hervorruft. Es muss also bei stärkerem Verbrauch das Bestreben, Nahrung aufzunehmen, und die Fähigkeit, sie zu assimiliren, gesteigert sein, statt durch die Verminderung des Stoffes geschwächt zu werden. Die „Dauerprocesse" müssen Hunger haben. Dieses Wort ist hier natürlich nicht als eine bewusste Empfindung, sondern in der Bedeutung einer stärkeren chemischen Affinität zur Nahrung bei stärkerem Nahrungsbedürfniss aufzufassen. Also auch die Nahrungsaufnahme und die Assimilation müssen der „Selbstregulation" unterliegen, wie wir das auch noch in der einfachsten Weise bei der Flamme verwirklicht sehen.

Das Gleiche muss von der Ausscheidung des Verbrauchten gelten. Fände diese Ausscheidung unabänderlich gleichmässig statt, so würde bei stärkerem Verbrauch Anhäufung des Veränderten eintreten; und da die Ausscheidungsproducte stets Differentes von dem Organismus, im günstigsten Falle einfach Unbrauchbares darstellen, würden sie mindestens durch ihre Anwesenheit hemmen; oder, da sie chemisch nicht indifferent sind, werden sie die Lebensprocesse direct chemisch stören. Also auch die Ausscheidung muss der „Selbstregulation" durch das Bedürfniss unterworfen sein, wofür wir wiederum das einfachste Bei- [**223**] spiel in der Flamme haben. Je rascher sich die Flamme verzehrt, um so mehr bildet sie Hitze, um so mehr assimilirt sie, um

Digitized by Google

so rascher findet aber auch durch die Verminderung des specifischen Gewichts die Abfuhr der Endproducte des Stoffwechsels statt.

Selbstverständlich können ebenso wie von den reinen Assimilationsprocessen auch von den mit Leistung verbundenen Processen blos diejenigen sich erhalten, welche mit Uebercompensation einhergehen, aus denselben dort angeführten Gründen.

Die Abhängigkeit der Assimilation von dem Umsatz kann eine doppelte sein: entweder ist sie direct abhängig von dem Reize, indem dieser zugleich auch auf die Assimilation erregend, steigernd wirkt, oder indirect, indem die Producte des durch den Reiz beschleunigten Stoffwechsels in irgend einer Weise die Assimilation anregen.

Mag nun die Abhängigkeit der Assimilation von dem Reize eine directe oder indirecte sein, so ist für uns wichtig der Grad dieser Abhängigkeit.

Ein Mal kann während der Unthätigkeit die Assimilation ruhig weiter laufen, während der Thätigkeit aber und nach derselben noch eine Zeit lang erhöht sein. Diese Art Processe wird sehr erhaltungsfähig sein; und ich glaube, dass sie sehr verbreitet ist, dass sie vielleicht bei den niederen Thierstufen die allgemeine, die herrschende ist [während sie bei den höheren Thieren normaler Weise nur in der „embryonalen Periode“ (siehe Seite 348) vorkommt, oder bei Theilen derselben, welche abnormer Weise „embryonal“ geblieben sind, und Geschwülste bilden]. Diese Processe sind daran kenntlich, dass sie zwar stärkere Leistungen auszuhalten vermögen, aber bei längerer Ruhe nicht der Inactivitätsatrophie unterliegen, da sie auch während derselben assimiliren. Beseitigung für das Individuum überflüssig gewordener Theile kann also hier blos auf die langsame Weise der Auslese unter den Individuen aus beliebigen Variationen nach Darwin stattfinden.

[**224**] Ist dagegen der Process derartig, dass für ihn der Reiz unentbehrlicher Lebensreiz geworden ist, ohne dessen Einwirkung nicht nur nicht die Leistung, sondern auch nicht die Assimilation gehörig vor sich geht, so wird dieser Process blos dann Chancen der Erhaltung haben, wenn dieser Reiz sehr oft einwirkt, wenn die Kräftigung fort und fort erfolgt und die Uebercompensa-

Digitized by Google

tion nach der Thätigkeit gross genug ist, um auch während der Ruhe längere Zeit auszuhalten. Es wird auch nöthig sein, dass schon die häufiger vorkommenden schwächeren Reize die Assimilation zu erregen im Stande sind. Bei dauerndem Fehlen des Reizes wird in Folge der mangelnden Erregung der Assimilation Inactivitätsatrophie eintreten, bestehend in ungenügendem Wiederersatz des ohne Function allmählich Verzehrten.

Diese Art Process ist somit an bestimmtere Existenzbedingungen gebunden, als die vorige, und wird daher von beschränkterem Vorkommen in der ganzen Thierreihe und eventuell auch im einzelnen Organismus sein.

Aber sie hat Eigenschaften, welche ihr im Kampf um's Dasein einen grossen Vorzug geben. Sie stellt innerhalb der vollkommensten „Selbstregulation" der Leistungsfähigkeit zugleich die grösste Sparsamkeit mit dem Material dar, indem diejenigen Theile, welche gebraucht werden, immer nach dem Maasse ihres Gebrauches gestärkt und vergrössert werden, während die nicht mehr gebrauchten der Rückbildung verfallen und das Material für ihre Erhaltung erspart wird. Diese Art der Processe stellt somit die höchste Oeconomie dar bei der höchsten Leistungsfähigkeit des Ganzen, aber auf Kosten der Selbstständigkeit der Theile, die hier vollkommen aufgehört hat. Die Theile leben hier blos von der Function, welche sie dem Ganzen leisten; sie sind wie Staatsdiener, welche allmählich vollkommen blos Beamte geworden sind, gar keine Interessen mehr für sich [225] haben, sondern vollkommen in dem Dienste aufgehen und ohne denselben nicht mehr leben können, nach der Pensionirung sofort atrophiren, wie es bei alten Beamten so häufig der Fall ist. Und man braucht sich nicht zu begnügen zu sagen: sie sind „wie solche Beamte", sondern auch umgekehrt, derartige Beamte sind solche an Eine Verrichtung vollkommen angepasste Processe, wie denn der Mensch im Allgemeinen fast in allen seinen Theilen nach den Darlegungen der vorliegenden Schrift zu diesen Processen gehört.

Solche Verhältnisse finden sich wohl blos bei den höheren Organismen und bilden das charakteristische Merkmal derselben gegenüber den niederen, in denen die Theile auch noch für sich, ohne

Digitized by Google

functionellen Reiz leben können und leben. [Dieses ungleiche Verhalten ist die Begründung des bekannten Satzes:

„Die höheren Thiere essen, um zu leben, die niederen Thiere leben, um zu essen und zu wachsen". Oder in anderen Worten: die niederen Organismen sind Fress- und Wachsthumsmaschinen, die höheren sind Arbeitsmaschinen. Auch in Bezug auf dieses Verhalten wiederholt jedoch das Individuum der höheren Thiere in seiner Entwickelung die phylogenetische Stufenfolge, indem es in der embryonalen Periode (s. Seite 348) sich wie ein niederes Thier verhält.]

Zugleich sind, wie erwähnt, die Verhältnisse, unter denen sich diese Qualitäten des Reizlebens ausbilden, derart, dass sie blos an solchen Orten durch Selbstzüchtung im Kampf der Theile sich erhalten und ausbreiten können, wo der Reiz oft genug einwirkt; während sie an den Stellen, wo der Reiz selten wirkt, im Kampf der Theile unterliegen müssen, selbst wenn geeignete Variationen hin und wieder aufträten. Der Kampf der Individuen aber wird in Folge ihrer höchsten Leistungsfähigkeit für das Ganze bei einem Minimum von Materialverbrauch sie auf das Kräftigste zu erhalten streben.

Ich habe in dem Capitel von der Reizwirkung gezeigt, dass Veranlassung ist, eine derartige directe Abhängigkeit der gesammten Lebensprocesse der Zellen des Menschen von dem functionellen Reize anzunehmen für Muskeln, Drüsen und wohl auch für die Sinnesorgane, in beschränkterem Maasse für die Nerven und Ganglienzellen. Und der Umstand, dass bei diesen Organen in Folge vollkommener Reizentziehung nicht langsame Atrophie durch mangelnden Wiederersatz, sondern directe rasche Entartung des Vorhandenen entsteht, spricht für die directe Leben erhaltende Wirkung des [226] functionellen Reizes. Ferner sahen wir, dass bei den Stützgeweben, dem Binde- und Knochengewebe, das Verhältniss, wenn auch nicht derartig ist, dass directe Inactivitäts-Atrophie durch Degeneration bei Inactivität einträte, was bei der abgeschiedenen Intercellularsubstanz auch weniger möglich erscheint, so doch so ist, dass der Reiz die Zellen in ihrer Assimilation und in ihrer Abscheidung von Stützsubstanz

Digitized by Google

kräftigt; denn nur so liess sich die Entstehung der der Reizform entsprechenden Structur dieser Theile erklären.[1])

[1]) Da trotz dieser Abhängigkeit von den Reizen, die vom Gehirn aus bestimmt werden, kleine Knochenstücke respective Knochen bildendes Periost auf einen anderen Organismus mit Erfolg dauernder Erhaltung des Knochens übertragen werden können, sofern sie an Stellen kommen, wo sie wieder von adäquaten Reizen getroffen werden, so folgt daraus, dass selbst diese höchste Centralisirung der Theile des Organismus keine mystische, individuelle, sondern eine blos mechanische, auf die Gewährung der Daseinsbedingungen der Theile: Nahrung und Reiz sich gründende ist. Wo ein Theil eines Organismus die gewohnten Bedingungen findet, da vermag er sich zu erhalten, einerlei auf welchem Individuum.

Auf diese Einsicht lässt sich eine allgemeine Theorie und Praxis der erfolgreichen Transplantation gründen, die darin besteht, dass man bei Transplantation derjenigen Gewebe oder Organe, welche ein functionelles Reizleben führen, wie: Muskeln, Drüsen, Gefässe, Knochen, Nervenfasern, Ganglienzellen nicht blos für rasche Herstellung der Ernährung, sondern auch für raschen Anschluss an die functionellen (und ev. sonstigen) Reize sorgen muss. Nur da, aber auch überall da, wo dieser doppelte Anschluss gelingt, bevor die Theile durch temporären Nahrungs- oder Reizmangel zu sehr geschädigt sind, um sich nach dem Anschluss wieder erholen zu können, kann eine erfolgreiche Implantation stattfinden.

Diese Art der Ueberpflanzung will ich als **functionelle Transplantation s. Implantation** bezeichnen. Man kann so z. B. zwei Blutgefässe durch Einfügung ihrer Enden in ein implantirtes Verbindungsstück mit einander in Verbindung setzen; und letzteres wird, weil es sogleich fungirt und bald ernährt wird, erhalten bleiben und mit den anderen Gefässen verwachsen. Sobald dies gelungen ist, kann man versuchen, einem Thiere oder Menschen eine Niere z. B. an die Armarterie anzuschliessen; denn da sie sogleich ernährt wird und mit der Blutzufuhr auch zugleich fungiren kann, bleibt sie vielleicht erhalten, sofern nicht noch bestimmter sympathischer Nervenanschluss zu ihrer Erhaltung nöthig ist; das wird sich dann zeigen.

Die Bedingungen sind genügende Kleinheit oder Dünnheit, um rasch die Herstellung einer neuen Circulation zu gestatten, aseptisches Einheilen der empfindlichen Theile, Herstellung des Anschlusses an die functionellen Reize und Gleichgewicht zwischen der Vitalität der Gewebe des Pfropfreises und des Gepfropften. Beim Nerven geschieht, wie es scheint, der functionelle Anschluss auch bei bester Coaptation nicht rasch genug, weshalb der implantirte Nerv als solcher zu Grunde geht; aber als Leitrohr für die Sprossung des centralen, an ihn mechanisch angeschlossenen Stumpfes ist er doch dienlich.

Häutige Organe, welche blos aus Oberflächenepithel und Bindegewebe bestehen, lassen sich leichter in geeigneten Anschluss bringen; daher ist es gelungen, eine ganze Harnblase zu implantiren. Das Bindegewebe ist gewohnt, dauernd oder wenigstens intermittirend in gewissem Grade gespannt zu werden; wo dies nicht oder nicht genügend geschieht, wie z. B. bei künstlichen Nasen, welche nicht mit Periost oder Knorpel gefüttert resp. gestützt sind, schrumpft es so lange, bis es durch den Widerstand der Umgebung die entsprechende Spannung erfährt.

Lebensbedingungen für die Theile eines Organismus, die dem Einzelwesen als solchem zukommen, giebt es nicht; es giebt also keine „Individuen" im stricten Sinne, keine „Untheilbaren", sondern nur Personen.

Digitized by Google

Alle die im Vorstehenden als allein dauerfähig nachgewiesenen Qualitäten sind zugleich auch diejenigen, welche, wenn sie ein Mal in Spuren aufgetreten sind, innerbalb des betreffenden Gewebes im Kampf der Theile siegen und so zur Alleinherrschaft gelangen müssen, wie dies im Capitel vom Kampf der Theile nachgewiesen worden ist; sodass also die Verbreitung dieser nützlichsten Eigenschaften, sobald sie ein Mal in Spuren aufgetreten waren, durch ihren doppelten Sieg in beiden Kämpfen eine rasche sein musste.

Wenn wir auf den Gesammtcharakter aller dieser lebenswichtigsten Eigenschaften zurückblicken, so ist es der der „Selbstgestaltung" des zur Erhaltung Nöthigen, respective der „Selbstregulation", und zugleich der Uebercompensation im Ersatze des Verbrauchten.

Assimilation, Uebercompensation in der Assimilation über den Verbrauch und „Selbstregulation" in allen Verrichtungen sind also die Grundeigenschaften und die nöthigen Vorbedingungen des Lebens. Mögen die Processe im Laufe der weiteren Differenzirung noch so complicirt geworden sein, diese Charaktere müssen erhalten sein und müssen bei allen neuen Bildungen überall wieder vorkommen, denn sie allein sind die Bürgen der „Dauerfähigkeit" im Wechsel der Verhältnisse (s. Bd. II, S. 58).

Die „Selbstregulationsfähigkeit" kann eine mehr oder minder grosse sein, je nach der Constanz oder Variabilität der Ver-[**227**]hältnisse; und die Uebercompensation im Ersatze kann sich auf eine bestimmte Lebensperiode beschränken und danach aufhören sowohl für die einzelnen Gewebe, als in der Bildung von Geschlechtsproducten. Immerhin bleiben sie die nöthigsten und charakteristischsten Eigenschaften alles Organischen, die wesentlichen Vorbedingungen des Organischen. Die Häufung dieser Eigenschaften aber nach mehrfachen Beziehungen hin und ihre Ausbildung bis zur grössten Oeconomie bilden die erste wesentliche Eigenschaft des Organischen. Erst als Zweites [?] konnte dazu kommen die Fähigkeit der Contractilität, als Drittes die der Gestaltung aus chemischen Processen [?].

[Die hier erwähnte „Gestaltung aus chemischen Processen" ist oben (Seite 208) bereits als auf irrthümlicher Voraussetzung beruhend

Digitized by Google

verworfen worden, denn die organischen Gestaltungen erfolgen nicht durch die chemischen Processe, sondern sie erfolgen von schon specifisch Gestaltetem aus unter Verwendung chemischer Processe. Auch im Uebrigen ist die hier zuletzt gegebene Fassung vom Wesen des Organischen nicht gut und umfasst nicht ein Mal ganz das vorher Dargelegte. Wir sagen daher besser:

Die Häufung dieser „Selbstregulationen" in dem Vollzug aller Leistungen und die wenigstens zeitweilige Uebercompensation in dem Ersatz des Verbrauchten bei den Leistungen der Organismen und die Ausbildung dieser beiden Fähigkeiten bis zur höchsten Nützlichkeit für die Selbsterhaltung, somit die momentane „rein functionelle" und die dauernde „morphologische functionelle Anpassung" bilden neben der Assimilation als Grundeigenschaft die wesentlichen Charakteristica alles Lebenden. Von den verschiedenen „Leistungen" der Organismen kommen einige jedem Lebewesen mindestens temporär zu: die Reflexbewegung (resp. die scheinbare Selbstbewegung) und die Selbsttheilung; diese speciellen Leistungen dürfen also auch mit zum Wesen des Organischen gerechnet werden[1]). Von einer anderen

[1]) Das Wesen des Organischen liegt also, wie schon Haeckel ausspricht, in den Processen; diese aber sind als bewirkt vorzustellen durch die besondere Structur des diese Processe vollziehenden materiellen Substrates. Das Specifische dieser „Lebensstructur" kann einmal liegen in der Structur der Atome dieser Gebilde; doch ist dies wohl nur zum kleinsten Theile der Fall; und ich halte daher alle rein chemischen Definitionen des Lebens für vollkommen unzureichend, das Wesentlichste nicht enthaltend. In viel erhöhterem Maasse wird die wesentliche, das Leben bedingende Structur gelegen sein in der Structur der aus diesen Atomen zusammengesetzten Molekel und noch mehr in dem Aufbau der letzten lebensthätigen Theilchen (Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten und Idioplassonten s. Bd. II, S. 84) aus diesen Molekeln.

Alle diese Structuren, Metastructuren (s. Bd. II S. 143), welche die durch diese vier Arten von Gebilden bezeichneten allgemeinen Grundfunctionen des Lebens: Assimilation, Selbstbewegung, Selbsttheilung und Selbstgestaltung bedingen, sind leider für unsere optischen Hülfsmittel wohl vollkommen unsichtbar.

Sichtbar sind erst oder werden besten Falls die aus diesen letzten Elementargebilden des Lebens aufgebauten Structuren der Zelle, sowie der Aufbau der höheren Organismen aus Zellen.

Die Verschiedenheiten in diesen beiden letzteren Arten des Aufbaues bedingen die bekannten Verschiedenheiten der Organismen. Somit ist blos die Structur, welche diese „Verschiedenheiten" der Organismen ausmacht, sichtbar; während diejenigen Structuren, welche die gemeinsamen Grundeigenschaften der Lebewesen bedingen, nicht sichtbar sind. Dies

Digitized by Google

Art von Leistungen, den seelischen Functionen ist ihr allgemeines Vorkommen noch nicht nachgewiesen, daher sie vorläufig nicht zum Wesen des Organischen gerechnet werden können; umgekehrt ist aber diese Function, wo sie vorkommt, als die höchste organische Leistung aufzufassen.

Das Anorganische wird nur durch die äusseren Bedingungen erhalten und hört mit dem Wechsel derselben sofort in seiner bisherigen Natur auf, Gebilde, die im Gegensatze dazu bei diesem Wechsel sich selber erhalten sollen, wie die Organismen müssen, sich selber zu reguliren vermögen um bestehen zu können, und dies weiterhin auch deshalb, weil ihre sonstigen Eigenschaften zu complicirte sind, um ein Mal zerstört in Kürze wieder von Neuem durch Zufälligkeit angelegt und dann zu höheren Graden gezüchtet werden zu können. Wenn ein solches Gebilde im Wechsel der Verhältnisse gleichmässig fortgehen will, geht es einfach zu Grunde. Das ist nichts Neues, im Gegentheil eine nur zu bekannte, zu oft erfahrene Thatsache; und es gilt ebenso für die Theile wie für das Ganze; wie alle Grundbedingungen und Grundeigenschaften in gleicher Weise für die Theile wie für die Ganzen zutreffen, denn das Ganze besteht blos aus den Theilen. Jedes muss sich an die Verhältnisse „anpassen" können, und das ist blos möglich durch die „Selbstregulation", indem die geänderten Verhältnisse andere, dem Ganzen nützliche Functionsgrade auslösen.

Infolge des steten Wechsels der äusseren Verhältnisse ist die „Selstregulation" die Vorbedingung, das Wesen [228] der „Selbsterhaltung", der Erhaltung aus eigenen Kräften. Mit den Grenzen der Selbstregulation hat auch die Selbsterhaltung ihre Grenzen [1] [2].

Es liegt ausserhalb des Rahmens unserer Arbeit, alle Selbstregulationen, welche im Laufe der späteren höheren Differenzirung des

Verhalten wird wohl die Ursache werden, dass wir viel eher und vollkommener die „Ursachen" der „verschiedenen" Gestaltungen der Organismen ermitteln werden als die Ursachen der elementaren Lebensvorgänge (s. S. 441 u. Bd. II S. 13 und 35).]

[1] Genaueres hierüber siehe Bd. II S. 217.

[2] Einen ähnlichen Gedanken äussert neuerdings, aber in einer übertriebenen, den Boden des Thatsächlichen verlassenden Weise und ohne Beziehung auf vorstehende Priorität G. Wolff, indem er ausführt, „die zweckmässige Anpassung ist das, was den Organismus zum Organismus macht" (biol. Centralblatt 1894, Bd. 14, S. 615). Siehe dagegen über das Wesen des Organischen noch Bd. II, S. 76.]

Digitized by Google

Thierreiches aufgetreten sind, hier aufzuzählen. PFLÜGER hat eine Reihe derselben vor einigen Jahren zusammengestellt und auf die Thatsache ihres allgemeinen Vorkommens hingewiesen, ohne indessen ihre Bedeutung für die Entstehung und Charakterisirung des Organischen erkannt oder ausgesprochen zu haben.

Er stellte folgendes allgemeine Gesetz auf[1]):

„Die Ursache jedes Bedürfniss eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses"; und er fügt für das specielle Verhalten noch die beiden Gesetze hinzu: „Wenn das Bedürfniss nur einem bestimmten Organe zukommt, dann veranlasst dieses Organ allein die Befriedigung."

„Wenn dasselbe Bedürfniss vielen Organen gleichzeitig zukommt, dann veranlasst sehr häufig nur ein Organ die Befriedigung aller."

Danach war er gewiss nahe daran, die Selbstregulation als eine wesentlichste Eigenschaft des Organischen, weil allein die Dauer verbürgend, zu erkennen; aber statt dieses auszusprechen, schliesst er mit der Resignation[2]): „Wie diese teleologische Mechanik entstanden, bleibt eines der höchsten und dunkelsten Probleme."

Ich hoffe indessen, dass durch den Nachweis derjenigen Eigenschaften, welche allein in dem Doppelkampfe Sieg und damit Dauer gewinnen können, dieses Dunkel wenigstens in Bezug auf das Principielle der Entstehung etwas gelichtet worden ist.

Es war PFLÜGER hinderlich, dass er die Selbstregulationen für [229] fertige, angeborene Mechanismen hielt, obgleich er in einem Hinweis auf das Verhalten in pathologischen Fällen schon den richtigen Weg betreten hatte. Wir sind aber keine „Spieldosen mit Tausend oder Millionen Liedern, welche auf Millionen möglicher Weise im Laufe des Lebens eintretender Bedürfnisse berechnet und eingestellt sind", mit denen er uns vergleicht, sondern wir sind Einrichtungeu, welche jeden Tag neue Lieder lernen können. Wie sich ein witziger Kopf, welcher in jeder Situation sofort das Wesentliche erfasst und geistreich pointirt zum Ausdrucke bringt, unterscheidet von einem blossen Colporteur von Witzen, der aus seinem ange-

1) PFLÜGER's Archiv für Physiologie Bd. 15, 1875, S. 76.
2) l. c. S. 102.

Digitized by Google

sammelten Vorrath den für die Situation passendsten aussucht, oder wie sich der richtige Arzt, welcher für jeden Krankheitsfall nach den individuellen Umständen desselben seine Ordination einrichtet, unterscheidet, von dem blossen Routinier, der jeden Tag seine auswendig gelernten 50 Recepte immer von Neuem an das kranke Publikum verkauft, ebenso unterscheidet sich der thierische Organismus von einem solchen mit „Selbststeuerung" (s. S. 148 Anm.).

Dieser letztere Ausdruck ist eigentlich die richtige Bezeichnung für die Auffassung, welcher PFLÜGER's Arbeit zu Grunde liegt, nicht aber Selbstregulation. Die Selbststeuerung ist eine Selbstregulation, welche für eine bestimmte Variationsbreite nach beiden Seiten von einem bestimmten unverrückbaren Mittelpuncte hin eingerichtet ist; der Organismus aber hat Selbstregulationen allgemeinsten Charakters, bei denen nach einiger Zeit des Verharrens in einer abweichenden Lage diese letztere zum Mittelpunct der neuen Variationsbreite wird; und wenn die Abweichung immer nach Einer Seite hin weiter fortgeht, so kann der neue Mittelpunct viel seitwärts abliegen von dem Maximum der ursprünglichen Variationsbreite. Diese Distinction ist nicht so spitzfindig und überflüssig, wie sie vielleicht scheint; sie [**230**] muss sogar entschieden betont werden, da die letztere Eigenschaft die Grundlage der den Organismen innewohnenden fortschreitenden Vervollkommnungsfähgkeit ist, während die erstere blos eine für sehr viele Fälle eingerichtete Stabilität darstellt [1]).

Es sei mir vergönnt, mich nun noch mit einem Worte über das viel discutirte Problem der Entstehung des Lebens, also über Urzeugung, s. Autogenie, s. Abiogenesis, s. Generatio spontana, s. Heterogenesis zu ergehen [2]). Freilich komme ich dabei in Gefahr, gegen meine eigene Ueberzeugung zu handeln.

[1]) Ausser den Selbstregulationen in den hier vorwiegend besprochenen Erhaltungsfunctionen des schon Gebildeten muss es auch Selbstregulationen bei den Gestaltungsfunctionen, also bei den Entwickelungsfunctionen, geben. Diese müssen schon mit dem Beginne der individuellen Entwickelung ja schon bei der „Vorentwickelung" (siehe Bd. II, S. 74 u. 280) in Thätigkeit treten können, um durch den Wechsel der äusseren Verhältnisse bedingte Störungen auszugleichen. Es wird eine der wichtigsten Aufgaben der causalen Morphologie sein, auch diese gestaltenden Selbstregulationen neben denen der morphologischen functionellen Anpassung zu ermitteln (siehe Nr. 31 S. 279).]

[2]) Ueber die grosse Literatur dieses Gebietes siehe O. TASCHENBERG, Die

Digitized by Google

Denn ich bin der Meinung, dass wir mit unseren heutigen Kenntnissen des Organischen nicht annähernd im Stande sind, auch nur für irgend eine Denkmöglichkeit den Nachweis ihrer Richtigkeit zu erbringen.

Wenn es verdienstlich von TYNDALL, PREYER[1]) und PFLÜGER[2]) gewesen ist, auf die Aehnlichkeit des Verbrennungsprocesses, des Feuers, dieses ältesten und meist gebrauchten Gleichnisses des Lebens, mit dem Lebensprocesse selber hinzuweisen, so vermögen wir doch nicht die geringste auf thatsächliche Beobachtungen sich stützende Vermuthung auszusprechen, dass der Lebensprocess sich aus dem Feuer hergeleitet habe. Wir kennen die Leistungen der Atome für sich und der organischen Gebilde viel zu wenig, um beurtheilen zu können, ob ein directer Uebergang vom Feuer zum Leben möglich gewesen ist. Ebenso erscheint es mir überflüssig, das ganze Weltall nach dem möglichen Ort der Entstehung theoretisirend abzusuchen, da uns jegliche Vorstellungen über die nothwendigen Qualitäten dieses Ortes fehlen. Wir können uns, meine ich, bis auf Weiteres ebenso gut mit der Annahme zufrieden geben, dass des Lebensprocess in irgend einem Stadium [**231**] der Erdgeschichte seinen Anfang genommen habe; nur muss man nicht, wie immer geschieht, ihn gleich durchaus fertig mit geordneter Contractilität und dem Verbrauch entsprechender Assimilationsregulation verlangen.

Man muss sich vielmehr vorstellen, dass das Leben zunächst einfach als blosser Assimilationsprocess ähnlich wie das Feuer begonnen habe.[3]) Allmählich bildeten sich dann vielleicht

---

Lehre der Urzeugung sonst und jetzt. Halle 1882 (eine zusammenfassende aber noch unvollständige Compilation); E. WÜRTH, Beitrag zur Frage der Urzeugung, Wien 1884; FRIEDR. DAHL, Die Nothwendigkeit der Religion, eine letzte Consequenz der DARWIN'schen Lehre (eine interessante Schrift voll eigener Gedanken); M. WILLKOMM, Ueber die Grenzen des Pflanzen- und Thierreiches und den Ursprung des organischen Lebens auf der Erde, Prag 1888; E. HAECKEL, Der Monismus als Band zwischen Religion und Wissenschaft, Bonn 1893 Seite 19.

Alle diese Darstellungen kennen resp. berücksichtigen aber nicht die hier entwickelte *Möglichkeit der ersten Entstehung des Lebens durch „successive" Züchtung und Häufung der „Grundqualitäten" des Lebens.]*

1) PREYER, Deutsche Rundschau 1875, und Kosmos, Zeitschr. Bd. I.

2) PFLÜGER's Archiv. 1875.

[3]) Anm. Die ausserordentlichen Schwierigkeiten, die schon die Assimilation

Digitized by Google

unter dem Auftreten und Verschwinden zahlloser Varietäten, unter fortwährender Steigerung der dauerfähigen Eigenschaften, quantitative und qualitative „Selbstregulation" in der Assimilation und im Verbrauch aus. Dem folgte wohl die Entstehung von Reactionsqualitäten, als deren schon ausserordentlich hohe Stufe nach Einer Richtung hin, in vielleicht Millionen Jahre umfassenden Zeiträumen, nach und nach die Reflexbewegung gezüchtet wurde in der niederen Form, wie sie uns die Monere zeigt. Die weitere Ausbildung von Reactionen, wie fest geordnete Bewegung, specifische Sinnesempfindung, folgte gewiss viel später; und sie liegen unserer Vorstellung schon so viel höher, dass Niemand sie von der niedersten Stufe des Lebens verlangt. Aber die viel schwerere Erwerbung der vor dem Auftreten der letzteren nothwendigen Eigenschaften soll durchaus auf einmal, als Spiel eines Zufalls erfolgt sein.

Was dazu gehört, ein Scheinfüsschen (Pseudopodium) zu bilden und zu bewegen, wie viel Millionen Molekel beim Ausstrecken in Ringform sich ordnen und sich einander nähern müssen, wie nachher andere dasselbe beim Wiedereinziehen des Füsschens in Längsrichtung thun, und was dazu gehört, diese Fähigkeiten zu erwerben, pflegt man nicht zu erwägen. [Diese Vorstellung von der grossen

auch nur der Selbstbewegung und Selbsttheilung fähiger Substanz für unser Verständniss einschliesst, findet sich, freilich nur sehr flüchtig, in Bd. II, S. 79 angedeutet. Die Assimilation auch nur der Automerizonten und gar der Idioplassonten und noch mehr des Keimplasson höherer Organismen ist wohl überhaupt das complicirteste morphologische Problem der Biologie, ganz abgesehen von der Schwierigkeit, die in der Unsichtbarkeit dieser Vorgänge liegt. Denn wie loco citato erwähnt, kann es Assimilation im analytischen Sinne, dass jedes physicalische Molekel ihm selber gleiche Substanz bilde, nicht geben; sondern ein letzter, der Assimilation, also der Bildung ihm im Ganzen gleichender Substanz, fähiger Theil ist schon nicht mehr einer Fabrik, die immer dieselbe Substanz pruducirt zu vergleichen, da die Fabrik nicht ihr selber gleiche Gebilde hervorbringt; sondern ein solches kleinstes lebensthätiges Theilchen entspricht schon einer ganzen Summe von derartig verschiedenen Fabriken, dass sie alle zusammen alles das produciren, was ihre Gesammtheit an Material und Gestaltung darstellt. Daher kann schon die Entstehung des einfachsten Isoplasson, also blos assimilationsfähiger, aber sonst zu keiner weiteren elementaren Leistung, wie Reflexbewegung, Selbsttheilung, Selbstgestaltung, fähiger Substanz, ausserordentlich zahlreicher Variationen bedurft haben, um von niederen Graden der Assimilation bis zur qualitativen Gleichheit gezüchtet zu werden. Eine gewisse Uebercompensation dagegen kann schon lange vor der qualitativ vollkommenen Assimilation erworben worden sein.]

Digitized by Google

Complicirtheit der einfachen organischen Massenbewegung ist nach den trefflichen neueren Arbeiten von G. Berthold[1]) O. Bütschli[2]) M. Verworn[3]) u. A. eine unzutreffende, womit die Schwierigkeit der Erwerbung dieses Vermögens erheblich vermindert wird.]

Auf die Reflexbewegung folgte wohl die Ausbildung fester, vererbbarer Richtungen, sowohl in Bewegungen als in Gestaltungen und damit das grosse Princip der Gestaltungen aus dem Stoffwechsel unterliegenden Processen, das Grundprincip der organischen Morphologie. Dieses erscheint mir um nichts [**232**] leichter verständlich, als die Sensibilität, eher schwerer, trotz der häufig angeführten Analogie der Crystallbildung; denn letztere findet eben nicht aus Processen mit Stoffwechsel statt.

Wie man früher den Homunculus fix und fertig aus der Retorte hervorgehen lassen wollte, so verlangt man es heut zu Tage von der Monere. Das erscheint mir nicht unähnlich, als wenn man erwartete, dass zufällig ein Mal der Sturmwind ein in sich geordnetes Kunstwerk, etwa wie eine Beethoven'sche Symphonie bliese, oder dass er beim Zusammenbrechen alter Felsen aus den Trümmern einen stylgemässen dorischen Tempel aufbaute, oder dass ein Papua zufällig ein Mal die Integralrechnung entdeckte. Wenn einmal das, zu dessen Entstehung Jahrtausende lange Auslese immer des Besten nöthig gewesen ist, plötzlich auf ein Mal ebenso vollkommen aus der Hand des Zufalls hervorgehen kann, warum sollte es in diesen Fällen nicht auch stattfinden können? Sind sie doch eher vielleicht noch einfacher, als die Zusammenordnungen der Theilchen bei der Bewegung der Monere, welche nicht ein Mal feste, sondern fortwährend wechselnde sind.

Die Entwickelungsstufen von dem einfachen Assimilationsprocess bis zu dem mit Sensibilität und von diesem Letzteren bis zur Entstehung bestimmter, durch Vererbung übertragbarer Richtungen und von diesem bis zum Menschen, erscheinen mir nicht so ungleich. Das principiell Geleistete derselben ist nach unserer heutigen, aller-

[1]) Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.
[2]) Untersuchungen ü. miscroscop. Schäume u. das Protoplasma, Leipzig 1892.
[3]) Die Bewegung der lebendigen Substanz, Jena 1892.

Digitized by Google

dings gänzlich unzureichenden Vorstellung vielleicht ziemlich gleichwerthtig; aber wohl wird noch eine vierte Stufe, die ihren Anfang mit der Entstehung des Bewusstseins, mit der Zusammenfassung des Gemeinsamsten aller Einzelerlebnisse des Individuums zu einer Gesammtwirkung einzuschieben sein. Aber wenn dass Wesen des Bewusstseins schon besser analytisch untersucht wäre, würde uns dasselbe vielleicht gar nicht so wesentlich erscheinen, eine besondere Stufe für diese Art der Abstraction, aus welcher [**233**] sich vielleicht das ganze übrige Seelentableau ableitet, darzustellen. Jedenfalls aber erscheint es willkürlich, anzunehmen, dass das Bewusstsein eine allgemeine Eigenschaft der Materie sei, blos damit wir sie nur nicht als für das Organische neu entstanden einführen müssen. Es sind unendlich viele ganz neue Qualitäten im Laufe der Entwickelung der Organismen aufgetreten und den wenigen ursprünglichen hinzugefügt worden, welche wir ebenso wenig in ihrer specifischen Qualität aus den Eigenschaften der Atome, des materiellen Substrates, an welches sie gebunden sind, und als dessen Functionen wir sie wohl mit Recht betrachten, abzuleiten vermögen, als das Bewusstsein aus den Ganglienzellen der Grosshirnrinde.

Es ist aber eine aus dem Streben nach Zurückführung des Mannigfachen auf das Einfache hervorgegangene Richtung unserer Zeit, die Qualitäten zu leugnen und zu sagen, weil die Monere dieselben Hauptfunctionen: Ernährung, Fortpflanzung und Reflexbewegung hat, als die höheren Organismen, seien keine neuen Qualitäten aufgetreten. Denn die neuen seien blos Abkömmlinge, allmähliche Differenzirungen des Einfacheren. Aber ist ihr Differentes darum wirklich weniger neu? Jede chemische Veränderung der Organismen ist eine neue Qualität, und wenn sie noch so „allmählich“ aus einer anderen hervorgegangen ist. Sogar jede Uebergangsstufe zu einer sogenannten neuen chemischen Qualität ist schon eine neue Qualität. Vor der Hand sind uns die chemischen Qualitäten Qualitäten im vollen Sinne des Wortes, solange als unsere Elemente noch nicht auf ein einziges zurückgeführt sind. Aber auch selbst dann noch, wenn alle Verschiedenheit nach Leukipp, Demokrit und Rob. Boyle blos auf quantitative Unterschiede, auf ungleiche Grup-

Digitized by Google

pirung der Molekel Einer Grundsubstanz zurückgeführt sein würde, bleibt dies zutreffend; denn die verschiedenen chemischen Verbindungen, die verschiedenen Gruppirungen derselben Elemente haben thatsächlich verschiedene Eigenschaften, sie verhalten sich verschieden. Es be- [**234**] steht daher kein principieller Grund, die Annahme zu verweigern, dass, wie manche chemische Verbindungen Licht oder Electricität produciren, nicht auch bestimmte chemische Processe die Fähigkeit haben sollen, die physicalisch-chemischen Erlebnisse des Individuums im Gehirn zu fixiren und durch Reizeinwirkung sie wieder in grösserer oder geringerer Intensität und nämlicher Ausdehnung erregen und [fernerhin als Gemeinsames mehrerer Erregungen eine „Abstraction" derselben zu bilden; und schliesslich sogar das allen Erregungen desselben Lebewesens Gemeinsame, nämlich dass es Erregungen dieses Lebewesens sind, zu einer besonderen Erregung werden zu lassen. Diese „*persönliche Abstraction*" stellt dann das *Bewusstsein* oder richtiger das *Selbstbewusstsein* dar.

Es liegt uns hier blos daran, darauf hinzuweisen, dass vielleicht die psychischen Functionen gar nicht so etwas absolut von allem anderen Geschehen Differentes sind, als dass sie nicht ebenso wie dieses aus einer der vielen verschiedenen Qualitäten, welche in den Organismen vorhanden sind und nicht aufhören zu wirken, wenn sie auch ein Mal einige Decennien hindurch geleugnet werden, ableitbar wären. Auch hier wird die Entstehung eine sehr allmähliche gewesen sein. Es kann Jahrmillionen gedauert haben, ehe die erste Abstraction aus den alltäglichsten und genügend variirenden Dingen als eine noch unbewusste Eregung des Gemeinsamen derselben gebildet worden ist; und dieselbe Zeit kann darüber hingegangen sein, ehe die regelmässige Wiederkehr des Schmerzes nach einem Schlage als nicht blosses regelmässiges Nacheinander, sondern wohl enger mit einander Verbundenes aufgefasst worden ist; obgleich mir besonders die Erfassung des Causalverhältnisses eine verhältnissmässig leichte Erwerbung zu sein scheint. Beisst doch schon mancher ältere Hund nicht mehr in den Stock, mit welchem man ihn schlägt,sondern in die Beine des Schlagenden.

Digitized by Google

Dass man aber jede Eigenschaft, welche sich allmählich [**235**] entwickelt hat, und von welcher man daher nicht mit Bestimmtheit den ersten Anfang, das erste Auftreten anzugeben vermag, auch den niedersten Organismen oder gar den anorganischen Processen zuschreibt, ist eine reine Willkürlichkeit; und es ist, wie mir scheint, das ungelöste Problem des Kahlkopfes, welches hierbei noch die Vorstellungen verwirrt.

Ebenso gut, wie man der Monere Bewusstsein zuschreibt, kann man von dem Träger eines prächtigen Haarschopfes sagen, er habe einen Kahlkopf; denn auch bei Entstehung dieses kann man bekanntermassen den Anfang nicht bezeichnen, sofern die Haare einzeln ausgezogen werden. Oder ebenso gut könnte man von einer Schachtel voll Zinnober, neben welcher eine Reihe von anderen Schachteln mit Zinnober steht, welchem aber, mit einem unterhalb der Grenze der Wahrnehmbarkeit gelegenen Minimum anfangend, in steigender Weise Anilinblau zugesetzt ist, behaupten auch die erste Schachtel enthalte schon Blau, weil die Grenze des ersten Auftretens nicht nachweisbar ist.

Es scheint mir danach überflüssig, noch Weiteres über unsere gegenwärtige Unfähigkeit zur Beurtheilung der Zeit und des Ortes der ersten Entstehung des Lebens und des successiven Auftretens seiner wichtigsten Eigenschaften zu sagen; und ich begnüge mich damit, neben der Assimilation, Selbstbewegung und Selbsttheilung für die Anerkennung der *„Uebercompensation im Ersatze“* und der *„Selbstregulation“* als neue wesentliche Eigenschaften des Organischen [sowie für die *Entstehung des ersten Lebens,* also des Complexes der genannten Eigenschaften *durch „nacheinander erfolgende Züchtung“ der einzelnen Grundeigenschaften* und jeder derselben zu immer höherem Grade der Leistung bis zur Vollkommenheit] meine Stimme erhoben zu haben.

[Indem wir somit gefunden haben, dass die Selbstregulation, welche als „morphologische functionelle Anpassung“ in Bezug auf die Ausbildung von Gestaltungen zu der in Capitel I und IV besprochenen Selbstgestaltung des Zweckmässigen wurde, eine

Digitized by Google

unerlässliche Grundeigenschaft des Lebenden ist, erhält unsere frühere Annahme der trophischen Wirkung der functionellen Reize oder der Function eine weitere Stütze; da diese Wirkungsweise einen elementarsten und nützlichsten Mechanismus der „morphologischen Selbstregulation" darstellt. Damit mag denn auch dieses vorstehende, in seinem Inhalt scheinbar vom Hauptthema des Buches etwas abliegende Capitel seine Entschuldigung finden.]

VI.

Zusammenfassung.

[**236**] Wir sahen im ersten Capitel, dass die morphologische functionelle Anpassung, welcher die Fähigkeit der directen Selbstgestaltung des Zweckmässigen auch unter ganz neuen Verhältnissen zukommt, von DARWIN und WALLACE keine Erklärung erfahren hat; dass sie einer solchen aber in hohem Maasse bedarf, weil sie dem Hauptprincipe dieser Autoren, der Entstehung des Zweckmässigen, das heisst Dauerfähigen, durch Auslese aus freien Variationen, die gefährlichste Concurrenz macht und durch die directe Gestaltung des Zweckmässigen den Schein eines metaphysischen Principes gewinnt.

Die derartige Wirkung der functionellen Anpassung bekundet sich in der directen zweckmässigen Umgestaltung der Organe im Leben eines Individuums, wenn sie durch eine neu aufgetretene embryonale oder durch eine erworbene pathologische Variation eines Theiles in der Art und Grösse ihres Gebrauches dauernd verändert werden, oder wenn diese Aenderung des Gebrauches durch eine Alteration der äusseren Lebensbedingungen oder beim Menschen durch den Willen erzwungen wird. Dieser längst bekannten Wirkungsweise wurde eine neue Gruppe von Wirkungen hinzugefügt, bestehend einmal in der Ausbildung der statischen Structur der Knochen und der bindegewebigen Organe, sowie in der entsprechenden dynamischen Structur der aus glatten Muskelfasern gebildeten Organe, [**237**] und zweitens in der vollkommenen Anpassung der Blutgefässwandungen an die eigene Gestalt des Blutstromes. Durch diese zweite Gruppe

Digitized by Google

viel feinerer directer Anpassungen wurde das Problem der Erklärung der morphologischen functionellen Anpassung viel schwieriger; während man die bisher bekannten gröberen Umgestaltungen einfach von functionellen Aenderungen der Blutzufuhr ableiten zu können vermeint hatte[1]).

Im zweiten Capitel wurde gezeigt, dass in dem Organismus nicht alles Geschehen bis in's Einzelnste hinein, Molekel für Molekel, fest bestimmt ist, wie dies in Folge des Stoffwechsels und des Wechsels der äusseren Bedingungen auch gar nicht möglich ist; sondern dass bei dem fortwährenden Vorkommen von kleinen Variationen in den Qualitäten der Theile ein Kampf der neuen Qualitäten mit den alten um Nahrung und Raum, sowie auch eine Selbstausmerzung nicht dauerfähiger Qualitäten stattfinden und von jeher in den Organismen stattgefunden haben muss.

In diesem a potiori als „Kampf der Theile" bezeichneten Auslesegeschehen, oder bei dieser „Theilauslese" mussten, wie wir sahen, immer blos die in den vorhandenen Verhältnissen lebenskräftigsten Qualitäten siegen und schliesslich allein übrig bleiben.

In denjenigen Organen, auf welche oft Reize, z. B. die Function auslösende Reize, einwirken, sind die siegreichen Eigenschaften diejenigen, welche durch den einwirkenden Reiz zugleich am meisten in ihrer Assimilationsfähigkeit gekräftigt werden.

Es werden so in der Theilauslese Processeigenschaften gezüchtet, welche im Stande sind, die Erscheinungen der functionellen Anpassung hervorzubringen; und zwar war dies eine Folge des Kampfes blos der „gleichartigen" Gebilde: der lebensthätigen Zelltheile [Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten], und des Kampfes der Zellen desselben Gewebes unter einander.

Unter Anderem erklärt sich durch die Selbstausmerzung der unter bestimmten Verhältnissen nicht dauerfähigen lebensthätigen Theile des Organismus die Fähigkeit der Gewöhnung des Individuums an

[1]) Diese Zusammenfassung wurde hier etwas ausführlicher gehalten, als es im Original der Fall war.]

Digitized by Google

schädliche Nahrungsbestandtheile, wie organische und anorganische Gifte; und vielleicht beruht auch die Immunität nach Impfung und überstandenen Krankheiten zum Theil auf demselben Princip (s. Seite 235).

Dagegen führte der Kampf der „verschiedenen" Gewebe und Organe je unter einander ausser zur möglichsten Ausnutzung des Raumes im Organismus zur inneren Harmonie, zur Ausbildung eines der physiologischen Bedeutung der Theile für das Ganze entsprechenden morphologischen Gleichgewichtes derselben.

Durch diese hervorragenden Leistungen des Kampfes der Theile zeigte sich indessen die Bedeutung des von Darwin [**238**] aufgestellten Principes des Kampfes der Individuen für die Entstehung der Mannigfaltigkeit und für die Anpassung an die äusseren Bedingungen nicht im geringsten beschränkt. Vielmehr ist das Verhältniss beider Kampfesarten derartig, dass aus den vom Kampf der Theile gezüchteten, im Allgemeinen lebenskräftigsten und am stärksten reagirenden Substanzen oder richtiger Processinsubstantiationen der Kampf der Individuen um ihr Dasein überall diejenigen speciellen ausliest, welche zugleich auch in diesem zweiten Kampfe zu bestehen geeignet sind.

Während so der Kampf der Theile die sog. Zweckmässigkeit besser Dauerfähigkeit im Innern der Organismen und die höchste Leistungsfähigkeit derselben im allgemeinen dynamischen Sinne hervorbringt, bewirkt der gleichzeitige Kampf um's Dasein unter den Individuen die Dauerfähigkeit nach aussen, das sich Bewähren in den äusseren Existenzbedingungen der Individuen.

Für diese Wirkungsfähigkeit des Kampfes der Theile waren aber Eigenschaften als in den Organismen gelegentlich aufgetreten angenommen, und als in diesem Falle Sieg und Ausbreitung bis zur Alleinexistenz gewinnend nachgewiesen worden, deren thatsächliches Vorhandensein erst bewiesen werden musste. In Folge dessen wurde im III. Capitel dieser Nachweis angetreten und, wie ich glaube, in einer für die erste Fundirung des Ganzen genügenden Weise erbracht.

Digitized by Google

Es handelte sich um die eventuelle Eigenschaft des Protoplasmas der verschiedenen Gewebe, durch den functionellen Reiz nicht blos zur specifischen Thätigkeit, sondern, sei es direct oder indirect, auch zur Assimilation (zur Bildung neuer entsprechender Substanz, sowie zum Ersatz und zur Uebercompensation des Verbrauchten) angeregt zu werden. Dies ist diejenige Qualität, welche das Princip der functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen s. Dauerfähigen einschliesst.

Das Verhalten des Knochengewebes, die statische Structur auch in neuen Druck- und Zug-Verhältnissen diesen angepasst hervorzubringen, [**239**] spricht auf das Evidenteste für diese Eigenschaft ihrer Zellen; und die rasch ablaufende Entartung der activ fungirenden Theile, der Muskeln, Nerven und Drüsen, bei gänzlicher Fernhaltung des functionellen Reizes scheint das Gleiche auch für diese Organe zu beweisen. Ausserdem zeigten wir, dass die bisherige Begründung der Activitätshypertrophie, sowie der Inactivitätsatrophie auf mit der Function verbundene Alterationen der Blutzufuhr zu den Organen vollkommen unzutreffend ist, indem sie sowohl den allgemeinsten biologischen Erfahrungen widerspricht, als auch specielle Thatsachen direct die Unmöglichkeit derartiger Verursachung beweisen.

Nachdem so die trophische Wirkung des functionellen Reizes in den Geweben, soweit uns möglich, festgestellt war, wurde die specielle morphologische Wirkungsweise dieses Principes noch besonders erörtert und im IV. Capitel der Nachweis geführt, dass in der That diese Eigenschaft überall quantitativ und formativ das Zweckmässige direct hervorzubringen vermag.

Durch die Fähigkeit des Kampfes der Theile, derartige Qualitäten zu züchten, musste eine viel höhere innere Vollkommenheit, die Zweckmässigkeit der fungirenden Theile bis in's letzte lebensthätige Theilchen, hervorgebracht werden und viel rascher sich ausbilden, als wenn sie nach Darwin durch Auslese aus formalen Variationen im Kampf um's Dasein unter den Individuen hätte entstehen sollen und können.

[Bei genügender Centralisation der functionellen Reize in dem cerebralen Centrum des Individuums ist mit diesen gestaltenden

Digitized by Google

functionellen Correlationen ein Princip zweckmässiger, d. h. die Dauerfähigkeit des ganzen Individuums erhöhender Beeinflussungen der Organe unter einander gegeben, welches die directe Anpassung des Individuums an neue Verhältnisse ausreichend und zwar mechanisch erklärt und zugleich, soweit es von dem Willen in Thätigkeit versetzt ist, wirklich Teleologisches schafft.

Da in den früheren Stadien der individuellen Entwickelung die Theile selbstständige, das soll blos heissen, der functionellen Reize nicht benöthigende, Wachsthums- und Gestaltungsfähigkeit haben, so ist das Leben jedes Theiles in zwei verschiedene Perioden, in eine sogenannte „embryonale Periode" von der Function unabhängigen, also in diesem Sinne selbstständigen Lebens, und in eine spätere Periode des „functionellen Reizlebens" zu scheiden, von denen die erste allmählich in die andere übergeht (s. Seite 348).]

Zum Schlusse warfen wir noch einen Blick auf das Organische im Allgemeinen und suchten dessen „Wesen" näher zu treten.

Da wir als die nothwendigste Eigenschaft des Organischen die Dauerfähigkeit auch unter „wechselnden" äusseren Bedingungen erkannten, so ergab sich als eine Grundeigenschaft des Organischen ein Mal die Fähigkeit der „Selbstgestaltung" des im „Wechsel" der Verhältnisse zur Erhaltung Nöthigen, die morphologische functionelle Anpassung mit der [**240**] Assimilation als erster Specialeigenschaft beginnend und durch vielfache morphologische „Selbstregulationsmechanismen" fortgeführt, sowie die vorübergehende „rein functionelle Anpassung" an den jeweiligen Bedarf, beides Arten der **„Selbstregulation".** Zur Vermittelung der ersteren, morphologischen Art der Selbstregulation dient die Uebercompensation im Ersatze des Verbrauchten, welche als einfaches „Wachsthum" überhaupt schon zur Ausbreitung der Organismen nöthig war. **Selbstregulation** in allen Verrichtungen **und Uebercompensation** im Ersatze des Verbrauchten sind daher neben der **Assimilation die wesentlichsten „allgemeinen" Eigenschaften des organischen Geschehens;** und erst nach diesen rangiren an Bedeutung die, obschon gleichfalls allen Organismen eignen aber doch speciellen Leistungen der Reflexbewegungen und der Selbstheilung.

Digitized by Google

Zugleich ergab sich eine bisher nirgends erörterte Möglichkeit der Entstehung des ersten, niedersten Lebens, nämlich die der nacheinander erfolgenden, also **„successiven" Selbstzüchtung der „niedersten" Processeigenschaften** des Lebens, (mit der Assimilation beginnend, und danach auf Uebercompensation in derselben und Reflexbewegung sich ausdehnend) aus geeigneten zufälligen Variationen des Erdgeschehens im Laufe sehr grosser Zeiträume, wobei jede einzelne Eigenschaft auch selber allmählich zu immer grösserer Vollkommenheit sich auszüchten konnte (S. 230 u. f.); und ausserdem zeigte sich in der Verwerthung der Züchtung von Reizsubstanzen die Andeutung einer Möglichkeit der Entstehung der Abstraction und des Bewustsseins.

Ist in der vorstehenden Abhandlung vielleicht etwas zur Vervollständigung und Abrundung der „allgemeinen Entwickelungslehre" der Organismen beigetragen worden, indem nachgewiesen wurde, welche allgemeinen Eigenschaften allein in dem Wechsel des Naturgeschehens Dauer gewinnen konnten und von Stufe zu Stufe durch Summation oder richtiger durch sich Ueberbieten von Variationen gesteigert werden mussten, sind somit die Ursachen des Bestehens, des Erhaltenbleibens, aufgezeigt worden, so sind damit selbstverständlich die Ursachen des Entstehens, des Werdens dieser Eigenschaften, also die Probleme des betreffendendes Molecular-Geschehens, wie es nach den physicalisch-chemischen Gesetzen aus bestimmten Ursachen auf bestimmte Weise sich vollzieht, nicht im geringsten gefördert.[1])

Solches aber überhaupt von blossen Erhaltungs- und Steigerungsprincipien, wie sie diese allgemeine Entwickelungslehre der Organismen bilden, zu verlangen, heisst dasselbe, als etwa den Mathematiker ersuchen, die Geschwindigkeit der Wärmeschwingungen rein theoretisch

[1]) Doch wurde bei dem „Gegebensein" dieser „Eigenschaften," sowie der „Anlage" der Organe die Bildung einer ausserordentlich grossen Mannigfaltigkeit feinster specieller sog. „zweckmässiger" Gestaltungen abgeleitet (s. auch Nr. 6, S. 251 und bes. Nr. 7, S. 135).]

Digitized by Google

zu bestimmen, heisst das concrete Geschehen, welches durch Quantitäten bestimmt wird, rein aus den Qualitäten heraus (die wir nebenbei auch nicht genügend kennen) entwickeln wollen. Dieses erscheint allerdings Manchem nicht unmöglich; und mich selbst fragte einst ein Gymnasialprofessor, ein ausgezeichneter Philolog, nachdem ich ihm die Methoden zur Bestimmung der Fluggeschwindigkeit der Kanonenkugeln beschrieben hatte, ver- [**241**] wundert, warum es dazu so umständlicher empirischer Methoden bedürfe, das liesse sich doch einfach berechnen. Gleicher Ansicht huldigen implicite die nicht wenigen Naturforscher, welche der Descendenzlehre vorwerfen, dass sie eigentlich keinen einzigen physiologischen Vorgang an sich erklärt habe.

So bleiben denn mit diesem direkten Entwickelungsgeschehen auch die morphologischen Grundprobleme nach wie vor ohne jede Erklärung: die Ausbildung von Richtungen aus den an sich richtungslosen oder die Gestaltung aus den an sich im Grossen gestaltlosen chemischen Processen[1]) und die embryonale Entwickelung, die Hervorbildung des typisch Complicirten aus dem Einfachen ohne äussere differenzirende Ursache; und wir stehen vor diesen alltäglichen Erscheinungen nach wie vor als vor unfassbaren, unbegreiflichen Wundern[2]).

[1]) Gegen die Richtigkeit dieses Princips siehe oben die Anmerkung Seite 208.]

[2]) Auch diese Auffassung ist aus demselben Grunde nicht haltbar, denn das Ei ist nicht als wirklich Einfaches, Homogenes anzusehen; sondern es enthält jedenfalls eine typische (wenn auch im Wesentlichsten unsichtbare), die Entwickelung desselben bedingende und bestimmende Gestaltung, eine specifische Structur, welche vom Ascendenten auf den Descendenten übergeht und so eine Continuität typischer Gestaltung herstellt (s. S. 208 Anm.). Diese specifische Structur ist eben als auf dem Wege der succesiven Züchtung entstanden vorstellbar. Ausserdem muss, wenn wenig mannigfache aber vollkommen typisch beschaffene und geordnete Theile auf einander wirken, auch wieder Typisches hervorgehen, und zwar sind die Producte meist mannigfaltiger als die Componenten (Epigenesis) (siehe Bd. II, S. 3—8). „Wunderbares" liegt allein aber auch blos anscheinend, in der Bildung typischer Gestaltungen bei den atypischen Vorgängen der Regeneration nach Defecten oder nach Störungen der Anordnung der Theile (hierüber siehe Bd. II, S. 42, Anm. 1, Nr. 27, S. 302, Nr. 28, S. 657 und 668 und Einleitung zum Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. I, S. 22).]

Digitized by Google

Nr. 5.

Der züchtende Kampf der Theile im Organismus.

1881.

Autoreferat über Nr. 4[1]).

Biologisches Centralblatt. Bd. I. 1881.

---

[241] Die Descendenzlehre oder die Lehre von der mechanischen Entwickelung und Vervollkommnung der Organismen hat, wie bekannt, den grössten Umschwung in unsrer ganzen Auffassung des Naturgeschehens hervorgebracht und fast alle Wissenschaften, selbst die der unbelebten Natur, mit neuen Gedanken befruchtet. Ein grossartiger Fortschritt in der Erkenntniss und die Entdeckung zahlloser neuer Thatsachen sind die Folgen davon gewesen.

Dieser allseitigen fruchtbaren Anregung gegenüber muss es auffallen, dass gerade in derjenigen Wissenschaft, welche, als die Lehre vom Leben selbst, am meisten hätte alterirt und durch neue Gesichtspuncte bereichert werden sollen, dass in der Physiologie ein derartiger Erfolg fast ganz ausgeblieben ist; und es ist noch hinzuzufügen, dass man bei vielen und hervorragenden Vertretern dieser Wissenschaft

---

1) In diesem kurzen Referat sind einige Gedanken weiter ausgeführt als im Original, so die Begründung des Kampfes der Theile um die Nahrung und die Entstehung der functionellen Gestalt und Structur der Knochen. Dies ist der Grund, dass das Referat hier mit aufgenommen wurde.

Digitized by Google

trotz der Anerkennung, welche sie der Lehre von der mechanischen Entstehung des sog. Zweckmässigen im Principe zu Theil werden lassen, für die Anwendung und Verwerthung derselben im Einzelnen auf ein gewisses Misstrauen und auf einen stillschweigenden aber festen Widerstand stösst.

Es kann nicht ohne Förderung für unsere Erkenntniss sein, den Gründen dieser auffallenden Thatsache nachzugehen.

Dass alle Einrichtungen in den Organismen zweckmässig wären, hatte längst als feststehender Grundsatz gegolten und hatte der Physiologie von Anfang an als heuristisches Leitprincip gedient; daher konnte der nachträgliche Nachweis der allgemeinen Ursache dieser Zweckmässigkeit nur in geringerem Maasse für sie zu neuen Kenntnissen führen.

Die Physiologie bestrebt sich, die Verrichtungen der einzelnen Theile im Körper, das Einzelgeschehen, qualitativ und ursächlich festzustellen und aus demselben das Geschehen im Ganzen zu reconstruiren. Da aber die heutige Descendenzlehre, indem sie alles blos auf das „sich Bewähren" des ganzes Organismus und seiner Theile in der Aussenwelt bezieht und das organische Geschehen im Organismus dabei als gegeben voraussetzt, nicht das „Geschehen an sich" erklärt, [**242**] sondern blos nachweist, warum bestimmte Arten desselben übrig geblieben sind und in dem allgemeinen Wechsel sich zu erhalten fähig waren, so wird die Physiologie in ihren Specialaufgaben durch diese Erkenntniss nicht wesentlich gefördert. Eine allgemeine Entwickelungslehre, welche der Physiologie bei der Lösung ihrer Aufgaben förderlich sein soll, müsste das Geschehen im Organismus selber, wie es fort und fort beim Aufbaue und bei der Umänderung desselben sich vollzieht, mehr oder weniger zu erklären versuchen und vermögen; ihr Inhalt müsste nicht blos ein Princip der Erhaltung von Gegebenem (den Variationen) und dadurch unter Summation ein Princip des Werdens im Grossen sein, sondern die Vorgänge und Ursachen des Werdens im Kleinsten, des wirklichen Geschehens lehren; [das ist die Aufgabe der Entwickelungsmechanik].

Drittens aber hat der Physiologe auch Veranlassung an der Vollständigkeit und Sufficienz der heutigen Entwickelungslehre zu

Digitized by Google

zweifeln. Denn einmal findet er bei seinen Forschungen so bis in's Kleinste gehende feine zweckmässige Einrichtungen, für deren Ableitung ihm die Methode der beliebigen Variation und der Auslese durch den Kampf um's Dasein unter den Individuen, so zu sagen, zu grob erscheint; er glaubt nicht, dass dieser Kampf so bis in's feine Detail hinein züchtend zu wirken vermöge. Ob dies berechtigt ist, lässt sich nicht direct beweisen; denn wir haben kein Urtheil über die Variationsgrösse, über die Vermehrungszahlen und über die Kampfesintensität, die in der Periode der Bildung dieser Einrichtungen bestanden, und wir kennen auch nicht die Dauer dieser Periode. Es fehlt uns damit jeder Maasstab zur Beurtheilung der wirklichen empirischen Leistungsfähigkeit dieser Principien (s. Bd. II, S. 62); und auch die Beobachtung der gegenwärtigen Leistungen der Züchtung kann einen solchen nicht abgeben für denjenigen, der an der Vollständigkeit dieser Principien zweifelt; denn im Falle andere noch unbekannte Principien helfend mitwirken, ist der Effect der ersteren für sich allein nicht zu beurtheilen.

Ausserdem bringt der Physiologe den Organismus oft in ganz neue, von ihm ersonnene Bedingungen und beobachtet hierbei Abänderungen in den Lebensprocessen, welche in höchst zweckmässiger Weise auf directe Entfernung der Schädlichkeit oder auf Beseitigung ihrer Wirkungen hinzielen. Das Gleiche kommt dem Pathologen und dem Arzte täglich vor Augen. Und wenn auch dieses Vermögen der Selbsthilfe des Organismus, oder, um einen einer veralteten Anschauung entsprungenen aber noch üblichen Ausdruck zu gebrauchen, die „Naturheilkraft" desselben nicht allmächtig ist, so ist sie doch recht beträchtlich, und, was für uns die Hauptsache ist, sie passt sich in ihren zweckmässigen Wirkungen auf das engste an die speciellen Verhältnisse der neuen Bedingungen an.

Aber nicht blos Physiologe und Pathologe sehen so den Organismus das neuen Verhältnissen entsprechende Zweckmässige direct ohne den Umweg der Auslese im Kampfe um's Dasein unter den Individuen hervorbringen; [**243**] sondern jeder denkende und beobachtende Mensch hat fortwährend dazu Gelegenheit. Unsere Fähig-

Digitized by Google

keiten Sinneseindrücke aufzunehmen und zu verarbeiten, zu denken, sowie bestimmte und unter sich verschiedene Bewegungsweisen auszuführen, Sicherheit darin zu erlangen, Kraft und Festigkeit in den gebrauchten Theilen zu erwerben, kurz unsere Fähigkeit, geistig und körperlich zu lernen und zu arbeiten, unsere ganze Bildungsfähigkeit und unser Vermögen, zweckmässig und zweckbewusst zu handeln, bekunden wiederum, dass organische Zweckmässigkeit im Einzelfall nicht blos durch Auslese im Kampfe der Individuen, sondern fortwährend auf viel näherem Wege entsteht. Die dem zu Grunde liegenden Thatsachen sind auch von den Begründern der Descendenzlehre keineswegs geleugnet oder verschwiegen worden, — dieses beides geschah und geschieht, und zwar mit an sich anerkennenswerther Consequenz, nur von übereifrigen Jüngern derselben —; aber sie haben diese „teleologische Mechanik" Pflüger's nicht erklärt.

Mit diesen Thatsachen glaube ich den Widerstand der Physiologen gegen die heutige Descendenzlehre erklären zu sollen, und man wird sich diesen Bedenken wohl anschliessen; zudem bin ich in der Lage, dieser Auffassung auch anatomischerseits noch Stützen zu verleihen.

Die der speciellen Function auf das Feinste angepasste äussere Gestalt der Knochen und ihre blos die stärksten Druck- und Zuglinien durch Knochensubstanz stützende Structur sind beide so feine Anpassungen, dass ich mich nicht entschliessen könnte, sie als durch blosse Auslese im Kampfe der Individuen entstanden anzunehmen. Das Gleiche gilt von der Structur der bindegewebigen und der aus glatten Muskelfasern gebildeten Organe, in welchen die functionellen Elementarorgane wiederum blos die Richtungen stärkster Leistungsfähigkeit einnehmen; und dasselbe gilt auch von den Wandungen der Blutgefässe, welche blos Abgüsse der eigenen, hämodynamischen Gestalt des Blutstrahls selber darstellen und so mit einem Minimum von Wandungsmaterial und unter der geringsten möglichen Reibung das Blut zu leiten und zu vertheilen vermögen. Ferner beweist der Umstand, dass die erwähnte statische Structur der Knochen auch nach der Heilung von Knochenbrüchen in einer den neuen statischen Verhältnissen entsprechenden Weise sich ausbildet, und dass bei der Verstärkung eines Organs in Folge

Digitized by Google

stärkerer Function, also bei Activitätshypertrophie, die Vergrösserung sich blos auf die stärker in Anspruch genommenen Dimensionen des Organs beschränkt (s. S. 166) und somit nicht einfach durch vermehrte Blutzufuhr zu erklären ist —: alle diese Vorkommnisse beweisen, dass feinste, direct das sog. Zweckmässige schaffende Reactionsprincipien im Organismus thätig sind. Man tritt dem Wesen dieser wunderbaren, an ganz neue Verhältnisse auf's Feinste und Zweckmässigste anpassenden Eigenschaften nicht erheblich näher dadurch, dass man sagt, sie seien durch die Auslese im Kampfe gezüchtet worden; man kann die Möglichkeit der Züchtung solcher [**244**] an sich zunächst unverständlicher Principien, welche wir kurz als die Fähigkeit zur „functionellen Anpassung" zusammenfassen wollen, nicht beweisen und Niemanden widerlegen, der behauptet, sie seien im Gegentheil teleologischen Ursprunges.

Indem Ch. Darwin die Entstehung zweckmässiger s. dauerfähiger Einrichtungen in den Organismen auf die Aussonderung des Unzweckmässigen, des Nichtdauerfähigen durch den Kampf um's Dasein unter den Individuen bezog, schien er die Möglichkeiten, nach denen Zweckmässiges in den Organismen hervorgebracht werden kann, erschöpft zu haben; denn es ist selbstverständlich, ja eigentlich blos eine Tautologie, dass alles, was dem Ganzen nützen und dadurch erhalten werden soll, sich in dem Kampfe, welchen das Ganze fortwährend zu führen hat, bewähren muss, und dass umgekehrt alles, was in diesem Kampfe nicht nützt aber doch Nahrung beansprucht, entfernt werden muss. Indem aber alle Theile nur in Bezug auf das Ganze zu leben und erhalten zu werden vermögen, schienen in der That mit dem Kampfe des Ganzen, des Individuum alle bei der Entstehung des Zweckmässigen in Betracht kommenden Momente erschöpft zu sein.

Dies ist aber nicht ganz der Fall; denn das Individuum hat sich nicht nur in den äusseren Existenzbedingungen zu bewähren, sondern muss sich zunächst in sich selbst erhalten. Dies ist so selbstverständlich, dass jedes Wort darüber vollkommen überflüssig zu sein scheint; denn wenn das Ganze sich nicht in sich selbst zu erhalten vermöchte, so würde es nebst seinen wider-

Digitized by Google

streitenden Theilen sofort zu Grunde gehen, und damit würden die ihm eigenen, nachtheiligen Qualitäten dauernd aus der Reihe des Lebenden entfernt werden.

Die evidente Selbstverständlichkeit dieser Bedingung ist wohl der Grund davon, dass man es unterlassen hat, nachzusehen, was sie eigentlich alles einschliesst oder richtiger, was sie auschliesst; und das ist es, was wir in obiger Schrift nachgeholt haben und hier in Kürze reproduciren wollen. Wir werden dabei sehen, dass vieles Beste, was das Individuum besitzt, bereits Vorbedingung der Individuenbildung war, und dass auch auf höherer und höchster Stufe der Organisation Vieles ohne den Kampf der Individuen und in einer höheren Vollkommenheit ausgebildet werden musste, als es diesem Kampfe überhaupt möglich gewesen wäre.

Da das Leben des Individuums nur die Resultante des Lebens seiner Theile ist und diese die eigentlichen Träger des Lebensprocesses darstellen, so ist es nöthig, dass zunächst die Theile, jeder an sich, selbsterhaltungsfähig sind, und zweitens, dass sie sich unter einander vertragen, wenn sie überhaupt zu einem in der Aussenwelt sich bewährenden Ganzen zusammenzuwirken vermögen sollen. Die Wechselwirkung der Theile aber, welche sich leicht zu einem wirklichen Kampfe steigert, wird wenn möglich, eine noch grössere sein, als der Kampf unter Individuen desselben Territoriums, da die Theile des Organismus in viel engerer räumlicher und stofflicher Verbindung unter [**245**] einander stehen als diese; und zwar wird die Wechselwirkung um so intensiver sein, je grösser und complicirter der betreffende Organismus ist. Dagegen musste auf der niedersten Stufe des Lebens, beim einfachen Plasson, wo der Theil an Beschaffenheit gleich dem Ganzen ist, und als noch gar keine Individualität besteht, der Kampf der Individuen identisch mit dem Kampf der Theile sein [weil es auf dieser Stufe noch gar kein „Individuum" gab.]

Ein Kampf der Theile im Organismus ist als „zerstörendes Princip" längst von den Krankheiten her bekannt, ja es ist vielleicht das älteste bekannte biologische Princip überhaupt, von

Digitized by Google

welchem dann erst rückwärts auf die Harmonie als wesentliche Eigenschaft des normalen Lebens geschlossen worden ist. Ebenso ist er als grob gestaltendes Princip seit Jahrhunderten in einer Beziehung von den Anatomen erkannt und verwerthet worden; denn dieselben erwähnen, dass manche Organe ihre normale Gestalt nur unter Wachsthumsbeschränkungen durch Nachbarorgane erlangen. Aber als *„züchtendes Princip"* im Organismus ist er neu, und als solcher soll er hier dem Leser flüchtig skizzirt werden.

Wenn wir nun die Art und die Folgen dieses Kampfes schildern, so geschehe dies gleich an einem höheren Organismus. Man muss sich indess erinnern, dass Vieles, was hierbei entwickelt werden wird, in ähnlicher Weise bereits auf den niedersten Stufen der Individualitätenbildung stattgefunden haben muss.

Alles Leben ist Process, Vorgang, welcher in den niedersten Lebenseinheiten, in den lebensthätigen Zelltheilen und so innerhalb der Zellen unter Stoffverbrauch sich vollzieht; und wenn Variationen vorkommen, so betreffen sie zunächst diese Theile. Von dem, was unter den höheren Einheiten, den Geweben und den Organen vor sich geht, und durch ihre Wechselwirkung zu Stande kommt, sei hier gleichfalls abgesehen (s. S. 261 u. f.).

Der Stoffverbrauch schliesst zur Erhaltung der Organismen ein das Bedürfniss des Ersatzes, d. h. die Aufnahme von Nahrung und ihre Assimilation. Aufnahme und Assimilation bilden das Wesen der fortwährend stattfindenden Regeneration.

Sind nun, was bei der Variabilität alles Geschehens jeder Zeit in höherem oder geringerem Grade vorkommen wird, zwei Nachbartheile gleicher Function, etwa zwei Protoplasmatheilchen derselben Zelle oder zwei Zellen desselben Gewebes, ungleich in der Weise, dass das Eine rascher Nahrung aufzunehmen und zu assimiliren vermag als das Andere, und geschieht dies in der Periode des Wachsthums des Individuums, so wird in der gleichen Zeit dieser Theil grösser werden, mehr Nachkommen produciren, als der andere. Es wird also seiner Nachkommenschaft ein grösserer Antheil an dem Aufbau des Organismus [**246**] zukommen als dem ihm ursprünglich gleich grossen anderen. Das Gleiche wird auch stattfinden nach dem

Digitized by Google

Ausgewachsensein bei der physiologischen Regeneration für abgestorbene Zellen; die rascher sich ernährenden Zellen werden unter übrigens gleichen Verhältnissen einen entsprechend grösseren Antheil am Ersatz der abgestorbenen Theile erlangen als die langsamer sich ernährenden. Ist dabei diese oder eine sonstige Eigenschaft der ersteren Theile zugleich dem ganzen Individuum in seinem Kampfe mit der Aussenwelt günstig, so wird der Vortheil derselben durch die grössere Ausbreitung gleich ein mehr Ausschlag gebender, und die Eigenschaft ursprünglich blos einer oder weniger Zellen erlangt die Bedeutung einer Bevorzugung des ganzen Individuums; wie anderen Falls der Nachtheil ein grösserer und die ungünstige Variation rascher aus der Reihe des Lebenden eliminirender wird.

Ist bei den angenommenen ungleichen Eigenschaften, wie es in grösseren Organismen gegen Ende der Wachsthumsperiode und nach dem Ausgewachsensein der Fall ist, auch der Raum beschränkt durch den Druck an den Nachbarzellen, welche alle erst auseinander gedehnt werden müssen, wenn eine Zelle sich zu vergrössern strebt, so wird die ungünstigere Qualität den Nachtheil geringerer Regenerationsgeschwindigkeit auch nicht durch längere Dauer der Regeneration in den physiologischen Ruhepausen wieder auszugleichen vermögen; denn der ihr zukommende Raum zwischen den Nachbarzellen ist bereits von der günstiger beschaffenen Substanz zu einem Theile eingenommen worden. Indem sich dies Zurückbleiben fortwährend bei der Regeneration wiederholt, wird ihr Territorium immer mehr verkleinert, und schliesslich wird die Zelle schwinden. So wird bei Mangel an Raum ein directer Kampf entstehen, welcher mit der Zeit zur Entfernung des schwächeren Theils führt.

Ist dagegen die Nahrungsmenge eine beschränkte, so wird kein Kampf um den Raum stattfinden können; es wird aber innerhalb einer Zelle, welche aus zwei unter einander vermischten, aber ungleich rasch sich regenerirenden Substanzen besteht, Zweierlei stattfinden. Einmal eine directe Vorwegnahme der Nahrung seitens des Kräftigern innerhalb derjenigen Strecken, in welchen die Gebiete der directen molecularen Nahrungsanziehung zweier Nachbartheile in einander übergreifen;

Digitized by Google

dieses gemeinsame Gebiet wird noch beträchtlich vergrössert durch die Ausdehnung des Diffusionsstroms, welcher nach einer Stelle stärkerer Absorption behufs Ausgleichs entsteht. Aber auch abgesehen von dieser directen, activen Beeinträchtigung des Schwächeren, welche bei Vermischung beider verschiedenen lebenden Substanzen eintreten wird, muss auch ohne solche Vermischung bei Nahrungsmangel die schwächere und daher langsamer assimilirende Substanz mehr leiden als die kräftigere, so dass sie bei längerer Dauer des Mangels unter stetigem Zurückbleiben in der Regeneration schwindet und der kräftigeren lebensthätigen Substanz Nahrung und Raum allein überlässt. In Folge dessen werden schliesslich blos solche Zellbestandtheile und Zellen übrig bleiben, welche am wenigsten [**247**] sich zersetzen und mit dem Minimum von Nahrung den Verbrauch zu ersetzen vermögen.

Verbraucht sich in einem Gewebe eine Qualität rascher als die andere bei gleicher Fähigkeit sich zu regeneriren, so muss gleichfalls die erstere auf dem soeben dargelegten Wege vernichtet werden.

Sind aber die Producte des Stoffwechsels, deren Anhäufung als dem Organismus fremd gewordener Theile stets nachtheilig wirkt, in einer Zelle derartig, dass sie weniger leicht durch Diffusion u. s. w. aus der Zelle entfernt werden können, als die entsprechenden Producte in den Nachbarzellen, so muss diese Zelle durch die Anhäufung derselben eine Benachtheiligung in ihrer Lebensenergie erfahren, welche zu ihrem Unterliegen in dem geschilderten Kampfe führen muss.

Hat eine Zelle oder ein Theil ihres Inhalts zufällig mehr oder weniger die Eigenschaft bei grösserem Verbrauch, also auch grösserem Bedarf, zu lebhafterer, d. h. kräftigerer und rascherer Nahrungsaufnahme und Assimilation befähigt zu werden, so wird diese Zelle oder dieser Zellbestandtheil sich leichter erhalten, als ein anderer, bei welchem die Assimilation unabhängig vom Verbrauche, stetig in der gleichen Intensität fortläuft. Es werden also Protoplasmaqualitäten mit einer dem Verbrauche entsprechenden „Selbstregulation" in der Regeneration über die nicht mit dieser Regulation ausgestatteten Qualitäten den Sieg davontragen.

Es bleiben demnach in dem Kampfe der Theile um Nahrung und Raum blos bestimmte Eigenschaften der Zellen übrig, welche

Digitized by Google

für die letzteren selber und zugleich auch, wie sich aus ihrem Charakter ergiebt, dem ganzen Individuum in seinem Kampfe um Nahrung und Raum Nutzen zu gewähren vermögen. Letzterer Kampf wird indessen aus den so gezüchteten, im allgemeinen dynamischen Sinne erhaltungsfähigsten Substanzen wiederum blos solche auslesen und züchten, welche auch seinem Specialcharakter am vollkommensten entsprechen.

Aendern sich die Umstände, etwa die Nahrung des Individuums, so werden bei der anderen Kost anderen Zusammensetzungen des Protoplasma die erörterten siegreichen Eigenschaften zukommen; und bei gehöriger Dauer der Nahrungsänderung werden ihr entsprechende innere Umzüchtungen stattfinden.

Haben einige Zellen oder Zelltheile die vorhin bereits präsumirte Fähigkeit der Uebercompensation in der physiologischen Regeneration, also des Wachsthums vor anderen ihrer Nachbarschaft voraus, und ist mit derselben zugleich eine etwas grössere Widerstandsfähigkeit gegen Druck verbunden, so werden sie die letzteren Gebilde nicht blos durch Vorwegnahme des Platzes bei der Regeneration benachtheiligen, sondern auch sie unter stärkerem Wachsthum activ durch Druck zum Schwunde bringen. Ebenso müssen unter Zellen, welchen alle die erwähnten günstigen Eigenschaften eigen sind, diejenigen siegen und schliesslich allein übrig bleiben, welche dieselben in höherem Grade besitzen.

[**248**] Die Beweise des Vorhandenseins der in dem Vorstehenden stets als Vorbedingung vorausgesetzten beiden Eigenschaften der Zellen, durch Druck am Wachsthum gehemmt zu werden, sowie in der Aufnahme und Assimilation von Nahrung nicht blos von der Zufuhr, sondern auch von dem eigenen physicalisch-chemischen Zustande abhängig zu sein, und damit die Beweise für die Fähigkeit derselben, um Raum und Nahrung kämpfen zu können und zu müssen, sind in der citirten Specialarbeit beigebracht und daselbst nachzulesen.

In diesem Kampfe der Theile züchten sich noch verschiedene auch dem Ganzen in seinem Kampfe nützliche Eigenschaften auf einem näheren Wege, ganz ebenso wie das Gleiche durch die Con-

Digitized by Google

currenz der Berufsgenossen jedes Standes in einem Staat, selbst im Kriegerstande, während des Friedens fortwährend geschieht auch ohne das Morden und Schlachten im Grossen, ohne den Völkerkrieg.

Wir sehen indess hier von einer vollständigen Vorführung aller dieser Qualitäten ab und erwähnen blos noch eine Zelleigenschaft, welcher eine ganz besondere physiologische und morphologische Bedeutung zukommt, insofern als sie es ist, welche die ganzen, oben angedeuteten, wunderbaren Fähigkeiten der directen Selbstgestaltung des Zweckmässigen in neuen Verhältnissen bedingt, welche die functionelle Anpassung auf mechanische Weise hervorzubringen vermag.

Viele Zellen werden oft von Reizen, von den functionellen Reizen getroffen, so Nerven-, Muskel- und Drüsenzellen von den betreffenden Impulsen; Knochen- und Bindegewebe von Druck und Zug. Die Zufuhr solcher lebendiger Kräfte kann nicht ganz ohne Folgen für das Leben der afficirten Theile sein, denn wenn eine Kraft auf irgend etwas übertragen wird, so veranlasst sie darin eine Aenderung seines bisherigen Zustandes.

Es ist nun möglich, dass diese Beeinflussung für die physiologische Regeneration mancher Theile einer Zelle oder mancher Zelle eines Gewebes nachtheilig ist; dann müssen dieselben im Kampfe der Theile, wie ausgeführt, unterliegen und verschwinden. Treten dagegen Variationen auf, für deren Regeneration diese functionellen Reize, trotz des der Reizung folgenden erhöhten Verbrauchs, förderlich sind, so werden sie diejenigen Variationen, für welche der Reiz in dieser Beziehung indifferent bleibt, verdrängen. Wenn also ein Mal Substanzen, die durch den functionellen Reiz trophisch, d. h. zur Ernährung angeregt wurden, aufgetreten waren, so mussten sie die Alleinherrschaft in dem betreffenden Gewebsgebiet erlangen. In höherem Grade durch den Reiz trophisch erregte Substanzen mussten wiederum über nur geringer in dieser Beziehung veränderliche den Sieg davontragen. Ging schliesslich die Reizwirkung bis zur Uebercompensation des Verbrauchten, so gehörte diesen Qualitäten die Herrschaft. Andererseits ist verständlich, dass Theile, welche durch gewohnte Reize so hochgradig günstig beinflusst werden, beim Aus-

Digitized by Google

bleiben derselben eine nachtheilige Veränderung erfahren müssen, sich [249] weniger gut, eventuell gar nicht genügend zu regeneriren vermögen. Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass der Kampf der Individuen aus den so züchtbaren Qualitäten natürlich blos die wenigen erhalten wird, welche zugleich auch in ihm sich zu bewähren vermochten.

Untersuchen wir nun das Verhalten der im letzten Sinne beeinflussten Substanzen etwas genauer und denken uns, um gleich ein Beispiel zu nehmen, einen Knochen von beliebiger äusserer Gestalt und einer aus unregelmässigem Maschenwerk gebildeten Structur. Dieser Knochen werde von einer bestimmten Fläche aus gedrückt und pflanze diesen stets in ein- und derselben Richtung wirkenden Druck mit einer gleichfalls gegebenen Fläche auf einen andern harten Theil fort, etwa so wie das Schienbein den Druck vom Oberschenkel auf den Fuss überträgt; dabei sei der gegebene Knochen aus einem Gewebe, dessen Bildungszellen die obigen Eigenschaften besässen, d. h. durch sie treffenden Druck oder Zug zur Ernährung und Knochenbildung angeregt werden, bei Druck- oder Zugmangel gewissen Grades aber keinen Knochen zu bilden vermöchten.

Wird nun dieser Knochen gebraucht, so werden 1. die zufällig in der Richtung des Drucks gelegenen Knochenbälkchen stärker gedrückt, also auch stärker ausgebildet. Das Gleiche gilt 2. von den nur wenig von dieser Richtung abweichenden Balken; die ihnen aufliegenden Knochenbildungszellen werden an den stärker gespannten erschütterten Stellen stärker erregt, daher durch vermehrte Thätigkeit das Bälkchen verdicken und ihm durch Auflagerung an den betreffenden Stellen allmählich die Richtung stärksten Drucks geben. In dem Maasse aber, als die in der Hauptdruckrichtung gelegenen Theile stärker ausgebildet werden, müssen sie 3. die anderen entlasten, so dass dieselben nach ihrem physiologischen Schwunde nicht wieder von Neuem gebildet werden können. So bleiben schliesslich bei der angenommenen Constanz der Druckrichtung blos Bälkchen von den Richtungen stärksten Drucks übrig. Diese Richtungen sind nach den Gesetzen

Digitized by Google

der Elasticität zwei, von denen die eine immer stärker ausgebildet und in der Richtung der directen Einwirkung des Drucks gelegen ist, während die andere darauf senkrecht steht (siehe S. 281, 356, Nr. 9, S. 132 u. Bd. II, S. 221). So findet es sich auch in den Knochen des Menschen.

Indem ferner bei Biegungsbestrebungen, wie sie an „langen", d. h. mehrmals längeren als dicken Knochen in verschiedenen Richtungen vorkommen, die äusseren Theile des Knochens stärker gespannt werden als die inneren, wird in diesen äussern Theilen durch den stärkeren Reiz das Maschenwerk der Balken immer stärker und dichter sich ausbilden, und sobald dies in genügendem Maasse geschehen ist, um die inneren Theile zu entlasten, so werden diese nicht wieder regenerirt werden können und daher schwinden müssen. So entsteht dann eine, wiederum auch bei unseren länglichen Knochen sich findende, von dichter Knochensubstanz umgebene Markhöhle; und bei diesem Baue sowie bei der obigen Structur an den Enden leistet nach Theorie und Praxis eine Stütze das Höchste mit dem wenigsten Stützmateriale.

[**250**] Bei gegebener Druckaufnahme- und Abgabefläche wird, wie am einfachsten an im Verhältniss zu ihrer Dicke kurzen Knochen sich darthun lässt, der Druck sich blos innerhalb gewisser Breite von der einen Fläche zur andern fortpflanzen. Ist der Knochen aber von Haus aus breiter, dicker oder mit seitlichen Vorsprüngen und Kanten versehen, so werden diese sowie alles andere von der Druckübertragung nach aussen gelegene Knochenmaterial entlastet, also schwinden, sobald erst innerhalb der Druckübertragung das Gerüst genügend gestützt ist.

Eine Aenderung erfährt dies, wenn etwa seitlich Muskeln sich ansetzen, und ihre Kraft von da aus auf den Knochen übertragen; dann bleiben die betreffenden Höcker erhalten und es bildet sich von ihnen aus im Innern ein neues zur Uebertragung dieses Zuges geeignetes Fasersystem, wie dies gleichfalls auch an unseren Knochen deutlichst ausgeprägt zu sehen ist[1]).

[1]) Für die so entstehende, der Function angepasste äussere Gestalt (siehe auch S. 361) habe ich später (Nr. 9, S. 138 und 146) den Namen „functionelle Gestalt" eingeführt.]

Digitized by Google

Der Knochen erlangt also bei der vorausgesetzten Qualität seiner Bildungszellen die auf's Genaueste seiner Function angepasste „äussere und innere Gestalt", ganz abgesehen davon, welche Gestalt und Structur er zur Zeit der Uebernahme dieser bestimmten Function besass. Aendert sich die Function der Theile des Knochens etwas, wie z. B. nach einem schief geheilten Knochenbruch, so wird sich mit der Zeit auch eine den neuen Druck- und Zugverhältnissen entsprechende Structur ausbilden.

Gebraucht ein Individuum seine Knochen dauernd mehr, so werden sie innerlich und äusserlich dicker werden; gebraucht es sie dauernd weniger, so wird durch die schwächere trophische Wirkung des schwächeren Reizes nach dem physiologischen Schwund, und vielleicht auch unter Beschleunigung desselben, die Regeneration geringer ausfallen und somit der Knochen in allen bezüglichen Bälkchen dünner werden: das heisst also, jedes überflüssige, nicht im Dienste des Ganzen, von welchem die functionellen Reize ausgehen, nöthige Material wird erspart.

Was hier für die Knochen gezeigt wurde, gilt, die gleiche Abhängigkeit der betreffenden Gewebe von ihren functionellen Reizen vorausgesetzt, auch für die Bildungen des Binde-, Nerven-, Muskel- und Drüsengewebes, sie werden alle die ihren Functionsbedingungen entsprechendste zweckmässigste „Gestalt und Structur" erlangen. Und da Maass und Localisation der functionellen Reize von dem Willenscentrum aus, also von dem zweckthätigen Repräsentanten der Individualität bestimmt wird, so kommen mit dieser Eigenschaft die Theile in die vollkommenste und zweckmässigste Abhängigkeit von dem Ganzen, indem sie ganz nach dem Gebrauche, welchen dasselbe von ihnen macht, zweckentsprechend ausgebildet, umgebildet oder verkleinert werden.

Da aber der Organismus, wie oben angedeutet, in fast allen seinen Theilen diese Fähigkeiten, die wir als die Fähigkeit zur functionellen Anpassung zusammenfassten, besitzt, so lässt sich auf Grund dieser in den mannigfachsten Einzelheiten sich bekundenden Identität [**251**] der Leistungen und noch aus anderen pathologischen Gründen,

Digitized by Google

auch auf eine Identität der Eigenschaften schliessen. Es ist daher anzunehmen, dass den Geweben des höheren Organismus in der That diese Eigenschaft, durch den functionellen Reiz bis zur Uebercompensation des unter seiner Einwirkung Verbrauchten angeregt zu werden und beim Ausbleiben dieses Reizes zu schwinden, zukommt; und diese Annahme wird noch verstärkt durch den vorher gelieferten Nachweis, dass derartige Qualitäten, wenn sie einmal in Spuren in einem Gewebe aufgetreten waren, allmählich die Alleinexistenz in demselben gewinnen mussten.

Genauer betrachtet möchten wir freilich diese trophische Wirkung bei einigen Organen nicht dem functionellen Reize an sich, sondern dem durch ihn ausgelösten functionellen Vorgang zuschreiben; doch würde die weitere Begründung dieser Ansicht hier zu weit führen; übrigens hat sie auch blos für die Arbeitsorgane Bedeutung (s. S. 368), da bei den Stützorganen, den Knochen und Bändern etc., functionelle Reizung und Function untrennbar mit einander verbunden sind.

Diese Eine Eigenschaft erklärt also die Möglichkeit der Entstehung bisher unerklärbarer Zweckmässigkeiten auf rein mechanische Weise, und sie thut dies auf einem näheren und zu höherer Vollkommenheit führendem Wege als auf dem der Auslese durch den Kampf der Individuen. Dabei verspricht diese Eigenschaft, da sie fortwährend das organische Bilden, das eigentliche Geschehen als eine der Componenten beeinflusst und dasselbe an die uns schon jetzt mehr oder weniger bekannten Vorgänge der Reizung anknüpft, auch der Physiologie, als der Lehre von diesem Geschehen, besonders aber der Morphologie, als der Lehre vom Bilden im Speciellen dereinst eine bessere Hülfe zu gewähren, als dies die bisherige, blos auf die Auslese im Kampfe um die „äusseren" Existenzbedingungen gegründete Descendenzlehre vermag.

Digitized by Google

Nr. 6.

Kritisches Referat[1])

über

Beiträge zur Descendenzlehre und zur Methodologie der Naturwissenschaft[2])

von

Hugo Spitzer,
Dr. phil. et med., Docent der Philosophie an der Grazer Universität.

1886.

Göttinger gelehrte Anzeigen 1886. Nr. 20.

---

[797] Der Verfasser beabsichtigt, das ganze bis zur Gegenwart (1884) für und wider die Descendenzlehre vorgebrachte Material auf seinen logischen Werth für die Begründung dieser Lehre eingehends zu prüfen und zugleich eine allgemeine Descendenzlehre philosophisch zu entwickeln.

Zu dieser schwierigen Aufgabe war H. Spitzer, wie sich aus seinem Werke ergiebt, in bevorzugter Weise geeignet, indem er mit

1) Dieses Referat wurde in die gesammelten Abhandlungen aufgenommen, weil es mannigfache eigene Ansichten des Referenten, z. B. über das Wesen und die Ermittelung der Homologien, über den Nutzen der Entwickelungsmechanik für die vergleichende Anatomie, über die Ursachen des sog. biogenetischen Grundgesetzes, über das Wesen der sog. Continuität des Keimplasma und der Variationen desselben enthält.

2) Leipzig, F. A. Brockhaus 1886. XV. 538 S. gr. 8°.

Digitized by Google

der Fähigkeit scharfen Distinguirens und philosophisch allgemeinen Denkens einen selbst für einen Biologen seltenen Reichthum biologischer Kenntnisse verbindet.

Das Buch besteht aus drei Hauptabschnitten, deren erster, umfangreichster, die materiellen Grundlagen der Descendenzlehre unter Einfügung der in dem letzten Decennium gewonnenen neuen Kenntnisse und Erkenntnisse darlegt. Wenn Referent sich bei der speciellen Besprechung auf die Gebiete seiner eigenen Competenz beschränken darf, so ist nach Erwähnung der ersten vier Unterabtheilungen, welche den geologischen und den systematischen Fortschritt, sowie die Thatsachen der Morphologie und der Classification in ihrer Bedeutung für die Descendenzlehre behandeln, zunächst der Inhalt des fünften Capitels, der die „embryologische Beweissgruppe" umfasst, zu erörtern. Verfasser hat diesem schwierigen Gegenstand besondere Sorgfalt und entsprechenden Raum, den fünften Theil des ganzen Buches, gewidmet und ist dadurch einem dringenden Bedürfniss nachgekommen. Er erörtert zunächst in ebenso scharfsinniger wie geistvoller Weise die Einwendungen gegen die Descendenz- [798] lehre, welche von einigen Autoren, besonders von Götte und His, als den Begründern einer die Stammesentwickelung für die Erklärung der individuellen Entwickelung angeblich entbehrlich machenden Entwickelungslehre aufgestellt worden sind. Spitzer sondert von der Höhe seines Standpunctes aus mit Leichtigkeit das Verdienstliche in den Bestrebungen dieser Autoren von den Irrthümern, in welche sie zugleich verfallen sind und kommt zu dem Schlusse, „dass nicht die im Allgemeinen constatirbare grosse Gleichförmigkeit der Entwickelung verwandter Species oder wenigstens nicht diese Gleichförmigkeit allein, sondern vielmehr das Vorkommen zahlreicher Irregularitäten der Ontogenese, das eigentlich für den Werth der Descendenzlehre als eines morphologischen Erklärungsprincips und für die Sicherheit ihrer anatomischen und embryonalen Grundlagen entscheidende Verhältniss ist". Dies deshalb, weil damit jede Möglichkeit, die stammgeschichtlichen Vorgänge mit Umgehung des Vererbungsprincipes direct aus einfacheren Naturgesetzen zu erklären, abgeschnitten wird.

Bei der zu diesem Resultate führenden Betrachtung schliesst sich

Digitized by Google

Spitzer in der Auffassung dessen, was verwandte Typen sind, den Auffassungen der bezüglichen Fachautoritäten an und fasst die *„Homologien“* in den einzelnen Fällen schon als vollkommen sicher gestellt auf. Indess möchte Referent, ohne hier auf das Einzelne einzugehen, doch hervorheben, dass gerade die bisher blos auf die „morphologische“ Vergleichung gegründete Verwandschaftslehre der Organismen eine vielfach noch recht unsichere ist, und er erblickt zugleich darin den tieferen Grund, dass neuerdings mehr und mehr streitige Puncte auftauchen, über welche die Autoren sich nicht zu einigen vermögen. Zwei oder mehrere organische Bildungen werden genau genommen nur dann als *homolog*, als von derselben Abstammung zu bezeichnen sein, wenn die erste phylogenetische Entstehung ihrer von uns der Vergleichung unterzogenen speciellen Beschaffenheit von einer und derselben Alteration desselben (identischen) Keimplasmas herrührt, also auch auf ein und dieselbe „Ursache“ zurückzuführen ist. Nach dieser einheitlichen ersten Entstehung kann dann diese Alteration durch die „assimilatorische Vervielfältigung des Keimplasmas“ (s. S. 451) unendlich vielen Individuen unverändert übermittelt oder auch, durch nachträgliche weitere alterirende Einwirkungen, in modificirter Weise übertragen worden sein. Woraus aber können wir hinterher bei zwei vorliegenden Bildungen mit Sicherheit auf eine solche vormalige Identität des ersten Entstehungsvorganges derselben schliessen? Haben wir eine sichere Gewähr dafür, dass dazu die bisher für diesen Schluss verwendete [**799**] Gleichheit der Form und Beschaffenheit oder gar blos eine Aehnlichkeit derselben ausreichend ist? Nein! trotz des hohen Werthes, den solche Uebereinstimmung durch ihre vielfache Wiederholung bei den verschiedenen Organen des Individuums erlangen kann; denn wir müssen daran denken, dass für unsere Betrachtung als gleich erscheinende und noch leichter blos ähnliche Bildungen zu verschiedenen Zeiten, aus verschiedenen Ursachen hervorgegangen sein können, und es kann nicht einmal der Satz als vollkommen gesichert angesehen werden, dass die Nähe der Verwandtschaft proportional dem Grade der formalen und qualitativen Aehnlichkeit sein müsse.

Digitized by Google

So viel wir auch bisher der Methode der Formvergleichung und der Vergleichung der sonstigen Beschaffenheit für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen verdanken, so wird es daher doch nöthig und fördersam sein, vor der Fällung abschliessender Urtheile erst noch nach weiteren Begründungsmomenten zu suchen. Diese können nur in der Ausdehnung der Vergleichung auch auf die „Entwickelungs-Vorgänge" und deren „Ursachen" gefunden werden, also in der *„vergleichenden Entwickelungsmechanik"*, einer allerdings noch ganz der Zukunft angehörenden Wissenschaft. Soweit die Entwickelungsvorgänge sich in äusserlich wahrnehmbaren Producten, in successiven Formenbildungen offenbaren, sind sie bekanntlich schon als wesentliche Stütze der Verwandtschaftslehre verwendet worden.

Bezüglich der eigentlichen Bildungsvorgänge selber und ihrer Ursachen war dies bisher aus dem angedeuteten Grunde nicht möglich. Es lässt sich daher auch nicht im Voraus sagen, wie viel uns die vergleichende Entwickelungsmechanik positives Material für die sichere Beurtheilung der Verwandtschaften bringen wird; und man kann nicht ohne eine gewisse Begründung von vorn herein geneigt sein, dies als relativ gering zu betrachten, denn die fundamentalen Entwickelungsvorgänge, wie das Zellwachsthum, die Zellvermehrung und -Differenzirung sind gewiss in ihrer Art ganzen Classen gemeinsam, und die Besonderheiten werden wohl nur in der speciellen Art der Auslösung, Regulirung und Richtungsbestimmung dieser Vorgänge ausgesprochen sein (s. S. 407 Anm.). Auch können leichte, an sich nicht feststellbare quantitative Aenderungen dieser Vorgänge schon grosse auffallende Aenderungen der Form und Beschaffenheit der Organe bedingen, so dass sich die Eigenart mancher Vorgänge für uns nur durch diese ihre Endproducte bekundet.

Gleichwohl können uns aber der entwickelungsmechanischen Betrachtungsweise entsprungene Erörterungen schon jetzt zur Vorsicht in der bezüglichen Verwerthung der formalen Aehnlichkeiten veran- [800] lassen. Die Missbildungen zeigen uns, dass schon innerhalb der Entwickelungsperiode eines einzelnen Individuums die Bildungen erheblich von den elterlichen Eigenschaften abweichen können; es

Digitized by Google

kann die Bildung von Organen in vermehrter oder verminderter Zahl ausgelöst oder an einen abweichenden Ort verlagert werden, es können die bedeutendsten Formänderungen eines oder vieler Organe auf ein Mal hergestellt werden. Es ist dabei wohl berechtigt anzunehmen, dass diejenigen dieser Missbildungen, welche nicht durch äussere Einwirkungen auf das sich entwickelnde Ei verursacht sind, sondern deren Ursachen in der Beschaffenheit des Personaltheiles des Keimplasmas des befruchteten Eies gelegen war, dass diese in ihren Bildungsweisen und Ursachen mit den Bildungsweisen und Ursachen derjenigen Organe, von welchen sie Modificationen darstellen, doch mehr übereinstimmen als mit den Bildungsmechanismen ähnlicher Gebilde bei weiter entfernt verwandten Organismen. Wenn uns diese Bildungsmechanismen bekannt wären, so würden wir in diesen Aehnlichkeiten eine weitere Grundlage für die Beurtheilung der Verwandtschaftsgrade gewinnen.

Um ein Beispiel anzuführen, so wird die Verwandtschaft der Rhytina Stelleri mit den Säugethieren in durchaus verschiedener Weise aufzufassen sein, je nach der entwickelungsmechanischen Bedeutung, welche der dieser Gattung eigenen Gestaltung des Knochensystemes zuzuerkennen ist. Die Knochen dieses Thieres werden gleich denen der übrigen Sirenen von den Autoren als „sehr schwer" bezeichnet, und ein Stück der Rippe dieses Thieres, welches Referent der Güte des Herrn von Nordenskjöld und des Herrn Prof. C. Hasse verdankt, ist auf dem ganzen Querschnitt gleichmässig aus compacter Substanz gebildet, entbehrt also im Innern nicht blos einer Markthöhle, sondern überhaupt jeder Andeutung spongiöser Substanz. Dies ist auffällig, da die Rippen dieses Thieres gleich denen jedes anderen Thieres in Folge ihrer gebogenen Gestalt vorzugsweise auf Biegung in Anspruch genommen worden sein müssen, und da bei der Biegung die oberflächlicheren Schichten viel stärker beansprucht werden als die tieferen, weshalb bei allen anderen Thieren die oberflächliche Knochensubstanz dicht, die innere dagegen blos schwammig ist. Zeigt die hoffentlich dem Ref. mögliche weitere Untersuchung, dass dasselbe Verhältniss auch an den anderen Theilen der Rippen, überhaupt an allen anderen Knochen dieses Thieres sich aus-

Digitized by Google

spricht, so würde sich dieses Thier durch den Mangel des Principes der Inactivitätsatrophie in der Gestaltung seiner Knochen entwickelungsmechanisch so wesentlich von allen bis jetzt bekannten Knochenthieren unterscheiden und auf so viel niedere Stufe stellen, dass es [**801**] genetisch von allen bekannten Säugern, Reptilien und Amphibien getrennt werden müsste. Ergiebt sich dagegen nach der Structur der übrigen knöchernen Theile, dass ähnlich, wie es nach des Ref. Beobachtungen in geringerem Maasse bei den anderen Sirenen der Fall ist, blos ein besonders hohes Knochenerhaltungsvermögen oder besonders schwache Knochenzerstörungsmechanismen als Ursachen der besonderen Gestaltung anzunehmen sind, dann liegt blos eine quantitative Besonderheit vor, welche zu keiner systematischen Trennung dieses Thieres von den übrigen Sirenen Veranlassung geben kann [1]).

So wird die „vergleichende Entwickelungsmechanik" wohl mehrfach im Stande sein, die aus der „vergleichenden Anatomie" gezogenen theoretischen Folgerungen entweder zu bestätigen oder zu rectificiren; und beide Methoden im Verein werden uns erst den möglichst tiefen Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen zu thun gestatten.

Die oben erwähnten Abweichungen in der individuellen Entwickelung von Arten, welche nach Spitzer's Auffassung schon jetzt sicher als nahe verwandt zu betrachten sind, führen den Autor weiterhin zu einer Einschränkung des von Haeckel sogenannten „biogenetischen Grundgesetzes", und zwar in dem bereits von Fritz Müller und Darwin bezeichneten Sinne, dass blos zuweilen die besondere Art des Fortschrittes in der Stammesentwickelung eine

[1]) Diese letztere Eventualität hat sich bestätigt, denn ich fand im vertebralen Ende einer ausgewachsenen, in ihrer Diaphyse durch und durch compacten Rippe von Halitherium Schinzi, welche ich der Güte des Herrn Prof. G. von Koch in Darmstadt verdanke, eine Substantia spongiosa und in ihr die Richtungen des „directen" Druckes deutlich und stark ausgebildet, während das zweite, der Theorie nach allenthalben rechtwinkelig dazu orientirte System der Linien des indirecten Druckes nicht ordentlich entwickelt war. Ueber das Genauere dieses Verhaltens wird im Archiv für Entwickelungsmechanik besonders berichtet werden.]

Digitized by Google

ontogenetische Aufbewahrung des ihm vorausgegangenen Stadiums bedingt. Spitzer verwerthet dabei mit Recht den von His gemachten Einwand, dass z. B. die Säugethier-Embryonen schon deshalb nicht alle Bildungen der früheren Vorfahren wiederholen können, weil letztere dem Verkehr mit dem mütterlichen Organismus, in welchen eingeschlossen sie sich entwickeln, angepasst sein müssen, während unsere phylembryonalen Vorfahren in Folge ihres Freilebens die geeignete Ausrüstung besitzen mussten, um in selbstständiger Weise auf den Nahrungserwerb zu gehen und den Kampf um's Dasein zu bestehen.

Betrachten wir zur Ergänzung Spitzer's das *„biogenetische Grundgesetz"* noch von dem Gesichtspunct der Entwickelungsmechanik, also vom Standpunct der ursächlichen Entwickelungslehre aus, so wird sofort einleuchten, dass der in den Mutterleib eingeschlossene Säugethierembryo unmöglich diejenigen Eigenschaften der frei lebenden Embryonen seiner Vorfahren ausbilden kann, welche bei diesen Embryonen nur „durch" dieses Freileben, also in Folge der directen differenzirenden Einwirkung der Aussenwelt auf sie oder, vermittelst der functionellen Anpassung, durch die Bethätigung in dieser Aussenwelt erzeugt wurden. Der in anderen äusseren Bedingungen sich entwickelnde Embryo kann überhaupt blos diejenigen Bildungen seiner Vorfahren [**802**] wiederholen, welche diese, nach der von dem Referenten eingeführten Distinction, rein durch „Selbstdifferenzirung" des Eies ausgebildet hatten, sei es nun, dass diese Bildungen von Anfang an bei den Vorfahren durch Selbstdifferenzirung (in Folge vorausgegangener Variationen des Keimplasmas) entstanden waren, oder dass sie zuerst vermittelst der „Vererbung erworbener Eigenschaften" aus ursprünglich durch äussere Einwirkung erzeugten Veränderungen auf unbegreifliche Weise in solche ohne diese Ursachen, rein durch Selbstdifferenzirung des Eies sich erzeugende umgesetzt worden waren, (sofern dieses Wunder überhaupt vorkommt). Die Entwickelungsmechanik der jetzt noch lebenden Vertreter der Typen unserer Vorfahren ist nun aber nicht annähernd genug gepflegt, um uns die bei

Digitized by Google

ihnen gegenwärtig durch Selbstdifferenzirung des Eies entstehenden Bildungen von den auch jetzt noch durch äussere Einwirkung auf das Ei erzeugten sondern zu lassen, geschweige denn, dass wir wüssten, wie sich diese beiden Arbeiten von Bildungen zu einander zu der Zeit verhielten, in der unsere directen Vorfahren sich abzweigten. Daher sind wir gar nicht in der Lage, angeben zu können, welche Bildungen ihrer Vorfahren die gegenwärtigen Säugethierembryonen wiederholen müssten, sofern diese Wiederholung überhaupt ein causales Gesetz wäre.

Es ist nun weiterhin zu fragen: Können wir gegenwärtig überhaupt zwingende Gründe angeben, welche die Wiederholung der bei den Vorfahren durch Selbstdifferenzirung entstandenen Bildungen bei den schon weiter variirten Nachkommen zu einer mechanischen Nothwendigkeit machten? Wir müssen sagen, dass allgemeine zwingende Gründe zur Zeit nicht nachweisbar sind, sondern dass im Gegentheil, sofern das Keimplasma variirt und in Folge dessen Abweichungen von der früheren Entwickelungsweise desselben stattfinden, durchaus nicht einzusehen ist, warum diese Abweichungen immer erst am „Schlusse des Ablaufes der früheren Entwickelungsvorgänge sich anreihen sollen[1]), warum blos solche Variationen des Keimplasmas möglich wären, welche erst dem Schlusse der früheren individuellen Entwickelung etwas Neues hinzufügten, nicht aber auch schon frühere Vorgänge zu beeinflussen vermöchten; oder entwickelungsmechanisch ausgedrückt, wir kennen kein Naturgesetz, auf Grund dessen alle vormaligen Variationen des Keimplasmas bei ihrer Bethätigung in der individuellen Entwickelung blos in ganz *derselben Reihenfolge,* in welcher sie vormals im Keimplasma selber nach einander entstanden waren, *aus dem Stadium rein potentieller in das actueller Energie sich umsetzen müssten.*

[1]) Denselben Gedanken vertritt schon im Jahre 1876 O. Bütschli in seinem gedankenreichen Vortrag „Ueber die Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere (S. 70), in welchem er auch schon die Continuität des Keimplasmas kurz ausspricht (S. 66). Jahresbr. d. Senckenberg. Ges., Frankfurt a/M. 1876, S. 61—74.]

Digitized by Google

Ist hierfür also kein zwingender Grund beizubringen, so ist aber wohl einzusehen, warum trotzdem die Thatsachen vielfach auf [803] ein solches Verhältniss hinzuweisen scheinen. Dies beruht darauf, dass „tiefer eingreifende" zufällige Abänderungen eines complicirten und in allen seinen Theilen für eine ganz besondere Leistung, nämlich für die Selbsterhaltung des Ganzen construirten Gebildes leichter diese Selbsterhaltungsfähigkeit aufheben werden als geringere Veränderungen. Die „früher" in der Entwickelung auftretenden Veränderungen werden aber naturgemässer Weise in der Regel auch die späteren Vorgänge alteriren und daher „tiefer eingreifende" Veränderungen und mit diesen eventuell auch tiefer eingreifende Störungen bewirken; während dagegen die Wahrscheinlichkeit, dass solche auf einmal auftretenden vielfachen Aenderungen die Selbsterhaltungsfähigkeit sogar erhöhen, eine ausserordentlich geringe ist. Im Gegensatze dazu werden die erst gegen das Ende der Entwickelung des Individuums eingesetzten Veränderungen in der Regel kleiner sein und sich mehr auf einzelne Theile localisiren, so dass die Wahrscheinlichkeit, dass solche einzelnen Abänderungen nicht nur nicht schädlich sind, sondern vielleicht sogar die Dauerfähigkeit erhöhen, eine grössere ist, als bei vielen, blos in Folge entwickelungsmechanischer Correlationen zugleich auftretenden tieferen Alterationen, sofern nicht eine prästabilirte, auf die Herstellung des Dauerfähigen gerichtete entwickelungsmechanische Harmonie als in dem Keimplasma verwirklicht angenommen werden soll. Da nun bekanntermaassen nur solche Variationen, welche die „Dauerfähigkeit" erhöhen, erhalten bleiben konnten und sich summirt bei den gegenwärtig noch lebenden Organismen vorfinden, so mussten dies in der That vorzugsweise solche Veränderungen sein, welche die früheren schon bewährten Einrichtungen erst nachträglich und nur wenig auf ein Mal alterirten.

Daraus aber ist nicht zu folgern, dass weiter zurückgreifende Alterationen in jedem Falle dauerunfähig hätten sein müssen, und ebenso wenig auch, dass die im Laufe der Phylogenese

Digitized by Google

später erworbenen potentiellen Energien immer nur in derselben Reihenfolge hätten actuell werden können, dass sie nicht früher schon in Thätigkeit treten und mit den zu dieser Zeit eintretenden Vorgängen Resultanten bilden könnten, oder weiterhin, dass nicht auch schon bei der assimilatorischen *Bildung des Keimplasma Resultanten der verschiedenen potentiellen Componenten hergestellt werden könnten.* Das alles sind freilich nur entwickelungsmechanische Denkmöglichkeiten, deren reelles Vorkommen erst aus den Thatsachen der individuellen und vergleichenden Entwickelungsgeschichte abzuleiten ist. Diese Thatsachen aber sprechen in der That, wie auch Haeckel selber schon von Anfang an hervorgehoben hat, entschieden für eine Abkürzung des ontogenetischen [804] Processes.

Das biogenetische Gesetz ist alsdann aber kein Naturgesetz, es bezeichnet nicht wie das ihm scheinbar verwandte Beharrungsgesetz eine Nothwendigkeit alles bezüglichen Geschehens, sondern einen blos als möglich denkbaren aber nicht nothwendigen und wohl auch nie rein vorkommenden Specialfall aus der unendlichen Reihe der Möglichkeiten. Das Beharrungsgesetz dagegen drückt eine unabänderliche, wenn auch nie die einzige Componente jedes Geschehens aus und muss daher analytisch als ein Grundgesetz aufgestellt werden; während dem „biogenetischen Gesetz" eine solche allgemeine Bedeutung nicht zukommt. Mit dieser Ausführung rectificirt Ref. seine früher (1881) geäusserte Auffassung von der Bedeutung dieses angeblichen Gesetzes (s. S. 210).

Nach der Erörterung der geographischen Verbreitungsphänomene und der Thatsachen der Paläontologie in ihrer Bedeutung für die Descendenzlehre im 6. und 7. Capitel, legt Spitzer im 8. und letzten Capitel des ersten Hauptabschnittes seines Buches die Bedeutung des Selectionsprincipes für die Erklärung zweckmässiger organischer Einrichtungen dar. Es wird zunächst erörtert, wie weit Darwin's Selectionsprincip in der Fassung seines Schöpfers zur Erklärung der organischen Zweckmässigkeit ausreicht. Spitzer erkennt richtig, dass der Kampf um's Dasein unter den Individuen nur im

Digitized by Google

Allgemeinen die Entstehung zweckmässiger organischer Typen zu erklären vermag; dass er dagegen unzureichend ist sowohl für die Erklärung vieler stabiler structureller Zweckmässigkeiten, wie besonders auch für die Entstehung der als directe Anpassungen des Individuums an neue Existenzbedingungen auftretenden zweckmässigen Structuränderungen. Es wird sodann dargelegt, wie diese Lücke in der Darwin'schen Lehre durch die beiden Roux'schen Principien: durch den Kampf der Theile im Organismus und durch das Princip der in diesem Kampfe gezüchteten, „durch den functionellen Reiz zugeich trophisch erregbaren Gewebsqualitäten" ausgefüllt worden ist. Spitzer kommt so zu dem treffenden Schluss: „Wo immer man der Zweckmässigkeit im Organischen begegnet, ist man genöthigt für die Erklärung derselben zu dem Principe der Auslese seine Zuflucht zu nehmen" und zeigt zugleich widerspruchsfrei die Nothwendigkeit, der Descendenzlehre behufs Erklärung der Zweckmässigkeiten der Lebensphänomene die Form der Selectionstheorie zu geben.

Dieses Capitel sowie der folgende zweite Hauptabschnitt: „über die Teleologie in der Auffassung der organischen Welt" legen einen Vergleich mit den entsprechenden Ausführungen W. Wundt's in dessen Logik Bd. II nahe. W. Wundt steht darin nicht an, den Darwinismus der „unbewussten Teleologie" zu beschuldigen; er er-
[805] klärt den Kampf um's Dasein als ein „Gesetz von zunächst rein teleologischem Charakter" und erblickt in dem Nachweise des Ref., dass innerhalb der Individuen Wechselwirkungen der Theile vorkommen, in denen die dauerfähigeren Theile die weniger dauerfähigen direct oder indirect vernichten und daher schliesslich allein übrig bleiben, gleichfalls eine „teleologische Umdeutung früher in ihren causalen Beziehungen erfasster Vorgänge", obgleich die wichtigsten dieser Vorgänge vor dem Ref. überhaupt von Niemandem beachtet worden sind (s. S. 145). Ausserdem rügt es Wundt als einen Mangel der Descendenzlehre, dass die functionelle Anpassung noch nicht erklärt sei, und documentirt so zugleich, dass ihm der wesentliiche Inhalt des von ihm in der eben erwähnten Weise beurtheilten Buches über den Kampf der Theile durchaus unbekannt geblieben ist.

Digitized by Google

Spitzer dagegen tritt mit einer über die Titelblätter der Bücher hinausgehenden Kenntniss der Literatur an die erwähnte Erörterung heran und ist auch tief genug in den Sinn und die Bedeutung der betreffenden Arbeiten eingedrungen, um in dem Vorkommen eines unserer vielen, ursprünglich auf teleologischem Boden erwachsenen Wörter, welche noch nicht durch der neuen Auffassung entsprungene Ausdrücke ersetzt worden sind, nicht gleich Teleologie und teleologische Umdeutung zu wittern. Spitzer steht auf dem schon von J. Fr. Fries fest begründeten Standpunct, „dass keine Zwecke ausserhalb des bewussten animalen Lebens in der Natur existiren, sondern dass die teleologische Maxime nur eine regulatorische, leitende Maxime von uns ist, um den regressiven Gang unserer Untersuchungen über verwickelte causale Verhältnisse zu leiten". Spitzer definirt jede Ursache als zweckmässig, welche Erhaltung oder Vervielfältigung des Lebens bewirkt und stimmt damit überein mit der von dem Ref. gegebenen Definition, dass uns alles dasjenige als zweckmässig erscheint, was die „Dauerfähigkeit" eines Geschehens (resp. Seins) herstellt oder erhöht. Auf Grund dieser Anschauung zeigt Spitzer, dass in den teleologischen Wendungen der Selectionslehre kein Widerspruch gegen die Principien der natürlichen Weltauffassung liegt.

Der dritte Abschnitt behandelt die allgemeinen Voraussetzungen des Selectionsprocesses: den Kampf um's Dasein, die Erblichkeit und die Variabilität. Dieser Theil enthält zugleich eine Abschweifung moralphilosophischen Inhalts, in dem daselbst das Verhältniss von Darwinismus und Sittlichkeit besprochen und im Gegensatze zu dem Realismus Hellwald's u. A. hervorgehoben wird, dass der Geist nach wie vor im Reiche der Werthe nnd des Sollens die Alleinherrschaft führt und die Sittengesetze aus eigenster Machtvollkommenheit giebt.

[**806**] Bei der Behandlung der Erblichkeit wird Weismann's Theorie von „der Continuität des Keimplasmas" mit Recht als der wichtigste Fortschritt der Vererbungslehre hingestellt und in ihrer Bedeutung für die Descendenzlehre erörtert.

Digitized by Google

Haeckel hatte die Vermehrung der Individuen als ein „Wachsthum über das individuelle Maass hinaus" bezeichnet und daraus die Aehnlichkeit der Nachkommen mit den Eltern abgeleitet. Referent hatte ausgeführt, dass in Folge der assimilatorischen Thätigkeit der lebenden Substanzen die Vererbung kein besonderes Problem mehr, sondern eine mechanische Nothwendigkeit sei trotz des Stoffwechsels, da „die Assimilation das Galilei'sche Gesetz der Beharrung von den physicalischen auf die chemischen, mit Stoffwechsel verbundenen Processe überträgt" (s. S. 332). Bei dieser Erörterung war indess zugleich die chemische Natur der organischen Vorgänge gegenüber der gleichzeitigen morphologischen zu sehr bevorzugt worden (siehe S. 208 Anm.), und es blieben danach, abgesehen von dem grossen an sich vollkommen ungelösten Problem der „Assimilation" selber, noch zwei grosse Lücken für unser Verständniss der Vererbungserscheinungen, nämlich die Art der Bildung des Keimplasmas und die Vererbungsweise der sogenannten erworbenen Eigenschaften. Diese beiden Probleme hat Weismann, wie Spitzer mit Recht hervorhebt, durch sehr scharfsinnige Untersuchungen der endlichen Lösung erheblich näher geführt.

Weismann nimmt an, dass alles Keimplasma aus schon vorhandenem Keimplasma durch Assimilation hervorgeht, daher das so gebildete neue, dem früheren gleiche Keimplasma bei der Bethätigung seiner immanenten Entwickelungsfähigkeit gleiche Producte liefern muss wie dieses. Damit ist das Problem der Aehnlichkeit der Nachkommen mit ihren Eltern gelöst, sofern die Prämisse den thatsächlichen Verhältnissen entspricht.

Es zeugt von tief eindringendem Verständniss, dass Spitzer trotz seiner Zustimmung zu dieser Weismann'schen Theorie von der „Continuität des Keimplasmas" doch den Gebrauch dieses letzteren, von dem Autor gewählten Namens derselben durchweg vermieden hat. Denn in der That erweist sich dieser Name, in Folge des Stoffwechsels, bei genauerem Zusehen als nicht das Wesen der Sache bezeichnend. Alle die verschiedenen Organe des Individuums stehen genau genommen ebenso sehr oder richtiger ebenso wenig in „stofflicher Continuität", in stofflichem Zusammen-

Digitized by Google

hang mit dem ursprünglichen Keimplasma des befruchteten Eies, da auch sie ebenso wie das spätere Keimplasma des Individuums durch Assimilation neu aufgenommenen Materiales aus ersterem Keimplasma hervorgegangen sind, wenn auch unter nachträglicher oder vielleicht sogar gleichzeitiger Differenzirung. Eine solche „stoff- [807] liche Continuität", ein solcher Zusammenhang alles Keimplasmas würde also auch nach der früheren Auffassung noch vorhanden sein, welche das Keimplasma erst nachträglich aus specifisch differenzirten Zellen des Individuums hervorgehen liess. Was Weismann als „Continuität" bezeichnet, drückt also nicht das Wesentliche seiner Annahme für die Erhaltung des Keimplasmas im „Individuum" aus; und in Folge dieses Mangels ist der Ausdruck auch für die Bezeichnung des phyletischen Zusammenhanges des Keimplasmas nicht ganz zutreffend. Das Wesentliche seiner Annahme ist vielmehr darin enthalten, dass bei jeder Keimbildung ein Theil des Keimplasmas unverändert reservirt wird, welcher dann rein durch Assimilation die für die spätere Vermehrung nöthigen Mengen Keimplasmas hervorgehen lässt. Mit dem Worte des Autors zu reden, wäre Weismann's Annahme also eigentlich als die „Continuität der Beschaffenheit", als der „Zusammenhang der Bildungsweise des Keimplasmas" zu bezeichnen; wobei aber die heterogenen Begriffe Continuität und Qualität mit einander verknüpft würden. Man würde also wohl ebenso einfach und richtiger sagen: *„die Erhaltung des Keimplasmas"*, oder, um die Bildungsweise zu bezeichnen, *„die rein assimilatorische Bildung des Keimplasmas"*. Diese Bezeichnungen schliessen ebensowenig wie die des Autors die absolute Unveränderlichkeit das Keimplasmas ein, sondern gewähren dem bereits gebildeten Keimplasma Spielraum zu jeder beliebigen Veränderung, welche es nicht seiner Eigenschaft als Keimplasma, also als zu Individuen entwickelungsfähiger, aber selber noch nicht individueller Substanz beraubt.

Als Ergänzung des Spitzer'schen Buches sei hier gleich die neueste Auffassung Weismann's erwähnt, dass solche Veränderungen des Keimplasmas nur durch die geschlechtliche Vermischung differenter Keimplasmen entstünden, während äusseren Einwirkungen

Digitized by Google

oder der Selbstdifferenzirung kein derartiger Einfluss zukäme. Der Nutzen dieser Beschränkung würde nach der Auffassung des Ref. zufolge des noch nicht genügend berücksichtigten Umstandes, dass nur der Assimilation fähige, dass *nur vollkommen zu assimiliren vermögende „Alterationen" des Keimplasmas sich „vererben" können*[1]), darin zu erblicken sein, dass die Entstehung der Assimilationsfähigkeit dieser durch Vermischung verschiedener, schon je für sich assimilationsfähigen Substanzen neu gebildeten Keimplasmasubstanz etwas leichter vorstellbar wäre, als wenn die Veränderung des Keimplasmas von aussen her bewirkt wäre und so etwas ganz Neues hervorgebracht hätte. Ohne Assimilationsvermögen aber würde die Veränderung höchstens auf das aus dem veränder- [808] ten Plasma zunächst gebildete eine Individuum, nicht aber auf das in ihm eingeschlossene, durch assimilatorische Vermehrung entstehende Keimplasma der künftigen Generationen sich übertragen können.

Die weitere Zurückverfolgung seiner neuen Annahme führt Weismann naturgemäss zu der Auffassung, dass blos die einzelligen, durch directe Theilung ihrer Leibessubstanz sich vermehrenden Wesen in Folge äusserer Einwirkungen Veränderungen erleiden können, welche sich auf ihre Nachkommen übertragen. Durch Vermischung der Plasmen dieser primär variirten verschiedenen einzelligen Wesen wären dann weiterhin die geschlechtlich differenzirten mehrzelligen Organismen entstanden. Ein Theil dieser Plasmen spaltet sich bei diesen höheren Organismen als Keimplasma ab, und letzteres wäre alsdann nicht mehr durch äussere Einwirkungen variationsfähig, sondern könnte blos noch durch die nunmehr als geschlechtliche zu bezeichnende Vermischung mit anderen Keimplasmen erhaltungsfähige Veränderungen erleiden. Ausschliesslich durch die verschiedentliche Vermischung dieser ursprünglich von den Einzelligen herrührenden Plasmen entstanden so nach Weismann alle höheren Organismen,

[1]) Weiteres über Vererbung siehe in dem zusammenfassenden ausgezeichneten Werke von A. Weismann, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung 1892, sowie bezüglich der Krankheiten in: Friedr. Rohde, Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten. 1895.]

Digitized by Google

wie Insecten, Wirbelthiere etc. mit allen ihren Specialformen. Damit wird Weismann zu einer Auffassung geführt, welche in einem wesentlichen Bestandtheil bereits von Snell vor zwei Decennien ausgesprochen worden ist, nämlich zu der Ansicht, dass in den einzelligen Organismen schon die Qualitäten aller höheren Wesen implicite gelegen haben. Snell aber liess diese Qualitäten von einem zweckthätigen Schöpfer in eine oder wenige Urwesen gelegt sein, während Weismann's Ansicht dahin geht, dass diese Eigenschaften als Partialeigenschaften auf viele Einzellige vertheilt sind, dass sie durch äussere Einwirkungen mechanisch hervorgebracht sind und dass sie durch die mannigfachsten Vermischungen dieser niederen Wesen nicht sich ausgleichen, sondern im Gegentheil sich vermannigfaltigen und zugleich entwickelungsfähig werden.

Eine allmähliche Vermannigfaltigung des Keimplasmas durch vollkommene oder unvollkommene „Selbstdifferenzirung" lehnt Weismann ab, obwohl auch hierbei die Entstehung der „Assimilationsfähigkeit" der neuen Veränderungen eben nicht unverständlicher erscheint, als bei den durch Vermischung verschiedener aber je für sich schon assimilationsfähigen Substanzen erzeugten neuen Keimplasmen. Wir kennen aber bereits einige typische Arten von Selbstdifferenzirung des Keimplasmas. Aus dem befruchteten Eie, welches noch keine besondere Keimsubstanz morphologisch unterschieden zeigt, bildet sich während der embryonalen Entwickelung des Personaltheiles des Eies eine morphologisch wohlunterschiedene [**809**] aber noch nicht erkennbar geschlechtlich charakterisirte Keimsubstanz, das Keimepithel, aus welchem dann weiterhin geschlechtlich differenzirtes Keimplasma, die Oogonien und die Spermatogonien, hervorgehen; und aus diesen noch nicht „individuellen" Bildungen entstehen dann durch die Vorgänge der „individuellen Vorentwickelung" (Roux) individuelle, auf ein einziges Individuum angelegte und ausserdem zugleich für den Mechanismus der Befruchtung eingerichtete Bildungen: die Eier und Samenthierchen. Alle diese typisch sich wiederholenden Veränderungen müssen durch Selbstdifferenzirung entstehen, denn es ist nicht denkbar, dass äussere, fortwährend wech-

Digitized by Google

selnde Einwirkungen im Stande wären, ein eventuelles wirklich indifferentes, zu diesen Bildungen nicht schon tendirendes Keimplasma passiv in dieser Weise umzubilden. Gegen diese Auffassung spricht auch nicht die Ansicht mancher Autoren, dass die Geschlechtsbestimmung durch äussere Einwirkungen mit beeinflusst werde, denn diese Einwirkungen könnten doch blos für den Sieg der einen der beiden Differenzirungstendenzen über die andere den Ausschlag geben, nicht aber die specifische Differenzirung selber hervorbringen.

Also eine hochgradige typische Selbstdifferenzirung des Keimplasmas findet unzweifelhaft statt. Um trotz derselben Weismann's obige Annahme der unveränderten Erhaltung des Keimplasmas aufrecht zu erhalten, muss seine Ansicht dahin ausgedehnt werden, dass auch in dem Ei und Samenthierchen ein Theil des ursprünglichen Keimplasmas unverändert reservirt sei, so dass also auch diese Bildungen schon in einen Personaltheil und in einen *„generellen Keimplasmatheil"* zu zerlegen sind (s. Bd. II, S. 73).

Aus dieser typischen Selbstdifferenzirung des Personaltheils des Keimplasmas ist nun allerdings nicht zu folgern, dass es auch eine typische oder atypische Selbstdifferenzirung des generellen Theiles gäbe oder gegeben habe. Wohl aber deutet die Ungleichheit unter den Kindern derselben Eltern und die Vererbungsfähigkeit eines Theiles dieser neu aufgetretenen Eigenschaften darauf hin, dass *das generelle Keimplasma in atypischer Weise veränderlich ist* (s. Bd. II, S. 62). Und das ist natürlich: denn nichts ist absolut constant; nicht die Nahrung und daher auch nicht die Zusammensetzung des Blutes der Eltern, welches seinerseits die Nahrung des Keimplasmas darstellt. Trotz jedenfalls vorhandener regulatorischer Einrichtungen zur Erhaltung möglichster Constanz (siehe S. 409) wird die Assimilation des Keimplasmas ein Minimum variiren müssen, mehr bei der assimilatorischen Neubildung, weniger wohl bei der blossen Erhaltung des schon gebildeten Keimplasmas. Auch aus der Jahrtausende langen Constanz vieler Arten

Digitized by Google

kann noch nicht auf den Mangel früherer Selbstdifferenzirung des Keimplasmas geschlossen werden. Denn die Constanz ist blos das letzte Product [810] der jedenfalls nur sehr langsam erworbenen, aber schliesslich zu bewundernswürdiger Vollkommenheit gebrachten Selbstregulationsmechanismen des Keimplasmas, welche dasselbe befähigen, trotz des grossen Wechsels seiner äusseren Existenzbedingungen sich relativ unverändert zu erhalten und zu vermehren. Denn ehe die diese Fähigkeit bewirkenden Mechanismen genügend ausgebildet waren, musste das Keimplasma viel variabler gewesen sein; und es ist kein zwingender Grund zu der Annahme vorhanden, dass zur Zeit der ersten Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung allenthalben schon diese Vollkommenheit der Selbstregulation erreicht gewesen sein müsste. Und ebenso kann nach dem Auftreten erheblicher Veränderungen, seien diese nun in Folge der Ueberwindung der Selbstregulation durch die äusseren Bedingungen oder nach Weismann durch geschlechtliche Vermischung verschiedener Keimplasmen hervorgebracht, eine Zeit geringerer Constanz eingetreten sein, denn es mussten alsdann erst neue Selbstregulationsmechanismen erworben werden, selbst wenn wir annehmen, dass die Neuheit gleich assimilationsfähig gewesen sei. Bei neuen Variationen, welche durch äussere Einwirkungen bedingt waren, wird dies Niemand bezweifeln; aber auch wenn die Neuheit durch Vermischung verschiedener für sich schon selbstregulationsfähiger Keimplasmen entstanden war, vermögen wir keinen zwingenden Grund dafür aufzuführen, dass bei solcher Combination selbstregulationsfähiger Mechanismen auch gleich selbstregulationsfähige neue Mechanismen entstehen müssten. Dabei ist allerdings nicht zu übersehen, dass diejenigen Combinationen, welche, wie wir zu sagen gewohnt sind, „zufälliger Weise" solche Eigenschaften von vornherein besassen, viel dauerhafter waren und daher energischer gezüchtet werden mussten, als solche Combinationen, die die Selbstregulationsfähigkeit erst nachträglich erwerben mussten.

Digitized by Google

Kehren wir nach dieser Einschaltung neuester und daher noch nicht von Spitzer berücksichtigter Auffassungen zu dessen Ausführungen zurück, so verhält er sich auch gegen die Weismann'sche Behandlung des Problemes, der Vererbung mit gebührender Vorsicht, ohne jedoch das Verdienstliche und dauernd Werthvolle derselben zu verkennen. Weismann unterwirft die angeblichen Thatsachen der Uebertragung der von den Eltern im Laufe ihres embryonalen und postembryonalen Individuallebens erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen einer eingehenden und scharfsinnigen Kritik und kommt zu dem Schlusse, dass es keine sicher constatirten Thatsachen giebt, welche uns zur Annahme dieses wunderbaren Vorganges zwingen. Damit wäre die Vererbung neuer Eigenschaften blos auf die, oben schon erörterten Veränderungen des Keim- [**811**] plasmas und deren entwickelungsmechanische Folgen beschränkt; und von diesem Keimplasma zweigen sich nach Weismann's treffendem Vergleich die einzelnen Individuen ab, wie die einzelnen Pflänzchen, welche sich von Strecke zu Strecke von einer dahinkriechenden Wurzel erheben. Indem die Eltern somit nichts von ihren während ihres Individuallebens erworbenen Eigenschaften auf ihre Nachkommen übertragen können, sondern blos früher als ihre Kinder entwickelte Nebenzweige der nur inzwischen noch mit einem weiteren Keimplasma vermischten Keimsubstanz sind, verlieren sie damit einen wesentlichen Theil der ihnen bislang zuerkannten physiologischen Superiorität über dieselben; der Vater wird (nach Auffassung des Ref.) gleichsam zum älteren Bruder, zum Stiefbruder, die Mutter zur Stiefschwester aller ihrer Nachkommen.

Es wäre wohl an der Zeit, wenn endlich in einem unserer grossen, reich dotirten Institute durch genügend variirte und genügend lang fortgesetzte Versuche diese fundamentale Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften einer unantastbaren Entscheidung zugeführt würde. Freilich müsste diesen Versuchen eine bessere causale Analyse des vorliegenden Problemes zu Grunde gelegt werden und der Experimentator müsste bei der Verwerthung seiner Versuche mehr Selbstkritik aufwenden als dies von den bisherigen Autoren geschehen ist.

Digitized by Google

Zum Schlusse seines Buches erörtert Spitzer noch kurz die dritte der Grundthatsachen, auf welche sich die Darwin'sche Selectionslehre aufbaut, die individuelle Variabilität, welche von Niemandem mehr in Zweifel gezogen wird.

Fassen wir unser Urtheil über das Werk Spitzer's zusammen, so erblicken wir in ihm eine sehr verdienstvolle, in vielen Puncten wesentlich zur Klärung der Probleme beitragende Arbeit; und da zugleich auch die Darstellung eine überaus gewandte, leichtflüssige und verständliche ist, so ist dem Buche eine grosse Verbreitung nicht nur zu wünschen, sondern wohl auch vorherzusagen.

Breslau, Mai 1886.

Digitized by Google

Nr. 7.

Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung.

I. Structur eines hoch differenzirten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin).

1883.

Hierzu Tafel II und 4 Textfiguren.

Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abtheilung 1883.

Inhalt.

Seite

Einleitung 461
Definition der functionellen Anpassung 462
Definition der functionellen Structur 462
Functionelle Structur bindegewebiger Organe 464
A. Gestalt und Bau der Schwanzflosse des Delphin 466
Aeussere Gestalt 466
Structur der Flosse 468
Axenscelet 468
Flossenflügel 470
Zusammensetzung aus Schichten und Fasersystemen: 470
Aeussere Schicht: das radiäre Fasersystem 471
Mittlere Schicht: 472
Gliederung in Lamellen 474
Bau der Lamellen 475
Die „gebogenen" Fasern 476
Gesetz des Verhaltens der radiären Fasern zu den Lamellen . 479
Verbindungsweise der Lamellen 480

Digitized by Google

Seite
Abscheerungsfasern 482
Koppelung der Fasern 484
Functionelle Eigenschaften der Fasern an sich 486
Structurelemente erster, zweiter und dritter Ordnung 486
Befestigung der Fasersysteme an und Zugehörigkeit zu den Wirbeln 487
Muskeln, welche die Flosse bewegen 487
Sehnen, Sehnenröhren 489
Structur und Faltung der Cutis 490
Zusammenfassung der Ergebnisse 491
B. Functionelle Bedeutung des Baues der Flosse 493
Locomotionsweisen durch die Bewegung der Axe der Flosse
Stossbewegung 493. Schlagbewegung 495. Wellenbewegung . . 496
Erfordernisse für die äussere Gestalt der Flosse 497
Bedeutung der transversalen Stellung der Flosse für die Athmung 498
Eigenbewegung der Flossenflügel: Ruderbewegung 499
Ihre Bedeutung für die Locomotion 499
Ihr Einfluss auf die Gestalt der Flosse 503
Combination der Axen- und Flügelbewegung:
Die „Hauptbewegung“ 502
Bedeutung der inneren Structur der Flosse: 504
Wesen der functionellen Beanspruchung der Flosse 504
Constructive Erfordernisse 505. Schwierigkeiten derselben . . 506
Das Maximum-Minimumprincip 508
Functionelle Qualitäten des Materials 508
Allgemeine Gesetze der Festigkeitsconstructionen . . 509
Construction eines einfachen Modelles 510
Termini: Oberflächen, Seitenflächen, Biegungsebene, Kraftlinie, Biegungslinien 511
Niveaulinien, Niveauflächen 511
Beanspruchung eines gebogenen Parallelepipedon aus elastisch-isotropem Material 511
Horizontale Abscheerung, verticale Abscheerung 512
Biegungsconstruction desselben aus aealotropem Material 513
Zugfasern, Druckfasern, Drucklamellen 513
Abscheerungsfasern, Abscheerungsfaserpaare 516
Begegnung der horizontalen Abscheerung 517
Construction für doppelseitige Biegungs-Beanspruchung 519
Herstellung temporärer Weichheit 519
Uebersicht der Construction 520
Aenderungen der Biegungsconstruction, welche durch die „Gestalt“ der Flosse bedingt werden 521

Digitized by Google

Seite

Bestimmung der Niveaulinien mit Hülfe des Principes der kleinsten Action 522
Bestimmung der Biegungslinien 526
Entledigung von einer Beschränkung 527
Nöthige Abweichungen von der reinen Biegungsconstruction . . 528
Befestigung an der Wirbelsäule: Bedeutung der „gebogenen" Fasern 529
Bedeutung der Faserrichtungen in den Drucklamellen 531
Verwendung der reinen Biegungsconstruction: bei der „Hauptbewegung" 533
Abweichende Erfordernisse der „Schlagbewegung" 533
Erfordernisse anderer Nebenfunctionen 536
C. Entstehungsmöglichkeit der Gestalt und Structur der Flosse 537
Principien zur Ableitung zweckmässiger organischer Einrichtungen . 538
Princip der Auslese nach Darwin: Kampf der Individuen . . . 538
Princip der directen Gestaltung des Zweckmässigen: functionelle Anpassung, Kampf der Theile im Organismus 538
Neue Termini: Individualauslese s. Personalauslese . 541
Partialauslese s. Theilauslese 541
Allgemeine Leistungen der Personalauslese 541
Allgemeine Leistungen der Partialauslese 541
Die der functionellen Anpassung zu Grunde liegende Gewebsqualität 544
Antheil der Individualauslese an der Bildung der Flosse:
Bildung des Grundstockes, der Grösse und der äusseren Gestalt 545
Verlegung der Muskelinsertionen in die Flosse 545
Antheil der Partialauslese und der functionellen Anpassung:
Ausbildung der Structur 546
Allgemeine Art der „functionellen" Structurbildung 547
Insufficienz der functionellen Hyperämie 548
Vorgang bei der Bildung einer functionellen Bindegewebs-Structur 549
Zeitliches Verhalten des Vorganges 551
Ableitung der Structur eines Modelles bei constanter Beanspruchung 551
Nach dem Ausgewachsensein des Individuums . . . 551
Vor dem Ausgewachsensein 552
Bei inconstanter Beanspruchung 553
Vergrösserung des ganzen Gebildes 554
Bildungsäquivalent, Erhaltungsäquivalent . . 554
Ableitung der Structur der Schwanzflosse des Delphin 556
Hauptbiegungs-Construction 556, Abweichungen davon . 558
Befestigungsfasern 558

Digitized by Google

Seite
Verbindung der Systeme untereinander 558
Bildungscoefficienten und *Erhaltungscoefficienten* des Bindegewebes 559
Ungenauigkeiten der Construction 560
Rückwirkung der Structur auf die äussere Gestalt: Ausbildung der *Harmonie* 561
Structur der **Rückenflosse** des Delphin und ihre Bedeutung für unseren Zweck 562
Structur des **subcutanen Fettkörpers** 563
Entstehung der der Schwanzflosse zugehörigen Organe 564
Blutgefässe 564, Muskeln, Haut 566
Selbstversorgung mit Nerven 565
Schlussfolgerung aus der Ableitung 567
Zusammenfassung 568

Einleitung.

[**76**] Die organischen Functionen vollziehen sich bekanntlich nicht automatisch aus eigenem inneren Antriebe und nicht in stets gleicher Weise, sondern sie bedürfen zu ihrer Entstehung functioneller Reize; und nach der Intensität und Art dieser Reize sind sie fähig, innerhalb gewisser Grenzen zu variiren. Dabei zeigt sich, wenn längere Zeit eine bestimmte Intensität oder Art der Function ausgeübt worden ist, dass dieselbe alsdann leichter, d. h. auf geringeren Impuls, ferner vollkommener und ausdauernder zu vollziehen möglich ist, als bei dem ersten Versuche in dieser Weise. Dieses Beides bekundet eine Anpassungsfähigkeit an neue Functionsweisen; und dieses fundamentale Vermögen der Organismen ist die Grundlage unserer Fähigkeit zu lernen und durch Uebung Leichtigkeit in der Ausführung des Erlernten zu erlangen. Dazu kommt ferner noch das andere kaum minder wichtige Vermögen, durch längere Unterlassung der Ausführung einer Functionsweise der Befähigung zu derselben verlustig zu werden: zu verlernen, zu vergessen.

[**77**] Ich habe für diese Vorgänge der directen Anpassung der Organismen an Functionen durch Ausübung derselben, sowie durch das Verlustiggehen functioneller Befähigung durch mangelnde Ausübung den Namen *„functionelle Anpassung“* gebraucht, um alle diesem Principe zugehörigen Vorgänge mit einem gemeinsamen Ausdruck bezeichnen zu können.

Digitized by Google

Die Zweckmässigkeit eines solchen allgemeinen und an das Wesen der Sache anknüpfenden Ausdruckes erhellt sofort, wenn man den Wirkungsumfang des Principes festzustellen sucht. Bei diesem Versuche ergab sich, dass das Gebiet viel grösser ist, als man nach den Erfahrungen des gewöhnlichen und des ärztlichen Lebens anzunehmen gewohnt ist, dass Vorgänge hinzugehören, auf welche die gebräuchlichen Bezeichnungen: lernen, üben, verlernen nicht wohl anwendbar sind. Es zeigte sich z. B., dass vor allem die Ausbildung der von mir sogenannten „*functionellen Structur*" vieler Organe: der Knochen, Blutgefässe, Höhlenmuskeln, Fascien, des Trommelfelles unserem Principe zuzuzählen ist. Dies ist eine Structur, welche sich der Function des Organes so anschmiegt, dass sie blos die Linien „stärkster" Function insubstantiirt, und daher die gegebene Function mit dem Minimum an Material oder mit dem gegebenen Material das Maximum an Function leistet. Es würde wohl wenig Beifall finden, wollte man die gebräuchlichen Bezeichnungen auch auf die Entstehung dieser Bildungen ausdehnen und von der Uebung der einen Seite eines Knochenbälkchens und von dem Verlernen der anderen Seite desselben reden, oder sollte die Ausbildung der Arterien und Venen von ungleicher embryonaler „Uebung" der Capillaren an ihren beiden Enden abgeleitet werden. Wir sind gewohnt die Worte Uebung und Lernen nur von gewollten Verrichtungen zu gebrauchen; und eine plötzliche willkürliche Erweiterung des Bedeutungsumfanges eines Wortes der vulgären Sprache erregt immer Anstoss und Missverständnisse: Ich kann daher E. DU BOIS-REYMOND's stillschweigenden Versuch einer entsprechenden Erweiterung der Bedeutung des Wortes „Uebung"[1]) nicht beipflichten und ziehe vor, bei dem von mir eingeführten Ausdrucke zu verbleiben.

Mit dem Worte **„functionelle Anpassung"** können wir in Zukunft alle bekannten und unbekannten, erst noch zu entdeckenden, alle intendirten und nicht indentirten, alle progressiven und regressiven Anpassungsvorgänge der Organe, welche durch die eigene Functionsvollziehung oder -Unterlassung vermittelt werden, sowie auch deren Producte, bezeichnen.

[1]) Die Uebung. Festrede. 1881.

Digitized by Google

Es ist selbstverständlich, dass allen „functionellen Anpassungen" entsprechende Veränderungen des materiellen, die Function vollziehenden Substrates zu Grunde liegen müssen; und diese können entweder [78] vorübergehende oder dauernde sein (s. S. 321). Im letzteren Falle gehören sie der „Morphologie der functionellen Anpassung zu". Den Umfang dieser nach Möglichkeit in allen Organen und Geweben der Säugethiere nachzuweisen, soll die Aufgabe der folgenden Beiträge sein.

Nach der Zusammenfassung aller zur Zeit als Wirkungen der functionellen Anpassung aufzufassenden Bildungen musste es möglich sein, auch über die Ursachen derselben ein dem Wesen näher kommendes Urtheil zu gewinnen, als bei den früheren, stets blos einige wenige Erscheinungen berücksichtigenden und nur beiläufigen Versuchen. Ich habe danach eine Theorie der functionellen Anpassung aufgestellt, welche vielleicht dieser Anforderung entspricht. Diese Theorie beruht auf der Hypothese, dass dem specifischen functionellen Reiz jedes Gewebes zugleich eine trophische, Ernährung anregende Wirkung zukomme. Es war beabsichtigt, den Lesern dieser Zeitschrift die vollständige Uebersicht des gegenwärtigen Materials der Lehre von der functionellen Anpassung sowie die darauf gegründete Theorie und ihre Consequenzen vor der Mittheilung eigener Untersuchungen bekannt zu geben. Verzögerungen haben dies als unthunlich erscheinen lassen; und so muss das Vorhaben auf einen späteren Beitrag verschoben, und der Leser der Spezialarbeiten für die Begründung der zur Erklärung benutzten Principien auf meine Schrift „Der Kampf der Theile im Organismus" (s. Nr. 4) verwiesen werden.

Der folgende erste Beitrag beabsichtigt, unsere Kenntnisse über die „functionelle Structur" zu vermehren und für das Vermögen der functionellen Anpassung, eine solche Structur hervorzubringen, ein beweiskräftiges, das „Bindegewebe" betreffendes Beispiel zu liefern.

Je complicirter eine die „functionellen Linien κατ' ἐξοχήν", die Linien stärkster Beanspruchung und Leistung

Digitized by Google

darstellende „functionelle Structur" ist, um so geringer muss die Möglichkeit der Entstehung derselben durch ein selbstständiges, nicht von der Function abhängiges Bildungs- oder Wachsthumsgesetz, um so grösser die Wahrscheinlichkeit der Entstehung nach unserem Principe sein. Wenn auch der directe Beweis, der der Entstehung solcher Structur in functionell neuen Verhältnissen, wie ihn J. Wolff für die Knochen erbracht hat, beweiskräftiger ist; so ist doch der indirecte Beweis des Vorhandenseins einer aus derartig vielen feinen Einzelformen gebildeten Structur, dass die zufällige Entstehung einer geringen Anzahl solcher Formen keinen im Kampf um's Dasein ausschlaggebenden Nutzen gewähren kann, bei den Stützorganen wegen ihres geringen Stoffwechsels von nicht zu unterschätzender Bedeutung, wie weiter unten ausführlicher begründet werden wird. Ich beabsichtigte zwar für das Bindegewebe in Kürze auch den ersteren directen Beweis zu [**79**] erbringen, da mir ein günstiger Zufall das Material dazu zugeführt hat[1]); vorliegenden Falles aber handelt es sich um den indirecten, apagogischen Beweis.

Bindegewebige Organe mit typischer functioneller Structur sind bis jetzt nur in geringer Zahl bekannt, und sie sind alle zu einfach gebaut, als dass sie für unsere Schlussfolgerungen verwerthet werden könnten. So die bekannte Structur der Fascien, welche Bardeleben mit Recht in unserem Sinne gedeutet hat; so die Structur der Zwischenwirbelscheiben (s. S. 182); und selbst die, wie ich glaube, ein prächtiges Beispiel einer durch die feinsten functionellen Beanspruchungen ausgebildeten Structur darstellende Structur des Trommelfelles [s. S. 180 u. f.] ist für einen ersten Beweis des Princips zu einfach; und die Möglichkeit, dass sie durch zufällige Variationen und Auslese entstanden ist, noch eine zu grosse. Um diese Möglichkeit auszuschliessen, ist eine der Anlage des ganzen Systemes nach complicirtere und den Richtungsverhältnissen nach durch eigenthümliche Gesetze bestimmte Curvenbildung nöthig. Gerade Radien und circuläre Krümmungen, wie sie das Trommelfell bilden, können als in

1) Diese Arbeit wird demnächst im Archiv für Entwickelungsmechanik veröffentlicht werden (s. auch S. 385).

Digitized by Google

das Leistungsgebiet selbstständiger Wachsthumsgesetze fallend betrachtet werden und selbst eigenartig gekrümmte Curven können als Resultanten verschieden gerichteter Wachsthumskräfte entstehen. Wenn aber diese Curven innerhalb eines einzigen Organes verschieden sind, und dabei zugleich allenthalben mit den mathematisch sich bestimmenden Linien stärkster Function zusammenfallen, dann ist meiner Meinung nach das Gebiet der Leistungen selbstständiger, von der Function unabhängiger Wachsthumsgesetze überschritten und ich wage es, diese Bildungen schon, ehe der directe Beweis derartiger Fähigkeit für das betreffende Gewebe erbracht ist, von der functionellen Anpassung abzuleiten, da diese sich in anderen Organen bereits als ein Princip der directen functionellen Selbstgestaltung des Zweckmässigen bis in's letzte lebensthätige Molekel und daher bis in das feinste Structurdetail hinein erwiesen hat [s. S. 382].

Zur Ausbildung einer solchen Structur genügend complicirte und constante, functionelle Verhältnisse vermuthete ich in der Schwanzflosse des Delphin; und wenn überhaupt das Bindegewebe functionelle Structur auszubilden vermag, so musste sich dies Vermögen hier durch die Herstellung *einer beispiellosen Structur* bethätigen. Diese Erwartung hatte nicht getrogen. Es fand sich eine Structur, welche die des Oberschenkelhalses sowohl an Mannigfaltigkeit der ganzen Anlage, an Eigenartigkeit der Linienführung und durch Einführung neuer, beim Knochenmaterial der Natur desselben nach nicht möglicher constructiver Motive übertrifft, und dabei allenthalben nur das der functionellen Beanspruchung Entsprechendste darstellt. Freilich war sowohl die richtige Erkenntniss der Structur als auch ihre Deutung mit manchen Schwierigkeiten verknüpft; und ich werde [**80**] die Geduld und Anfmerksamkeit der Leser bei ihrer Schilderung in einem höherem Grade in Anspruch nehmen müssen, als dies für die Darlegung irgend einer der bis jetzt bekannten Knochenstructuren nöthig sein würde.

Es soll zunächst der anatomische Bau des Organes, sodann die functionelle Bedeutung desselben dargestellt werden; und schliesslich werden dann, als Hauptsache für unseren Zweck, die Folgerungen

Digitized by Google

aus dem Gefundenen zu ziehen und die Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit der Entstehung desselben aus dem causalen Principe der functionellen Anpassung darzuthun sein.

A) Gestalt und Bau der Schwanzflosse des Delphin.

Zur Untersuchung wurde folgendes Material verwandt, welches ich sämmtlich der Güte des Hrn. Professor Hasse verdanke. Die Schwanzflossen zweier nicht ganz ausgewachsener Braunfische (Delphinus phocaena), welche noch ziemlich frisch in meine Hände kamen, wurden ganz aufgearbeitet. Die wichtigsten Structurverhältnisse konnten ausserdem an einer getrocknet vorgefundenen und wieder aufgeweichten Flosse eines ausgewachsenen Delphinus delphis sowie an zwei in Spiritus conservirten Embryonen verglichen werden. Der eine dieser Embryonen war ein Braunfisch von 39 cm Länge, der andere ein Zwergwal s. Vaagevhal (Balaenoptera rostrata), blos 29 cm lang. Die Verhältnisse der der Flosse zugehörigen Muskeln wurden an einem mit dem Namen Delphinus leuropleurus bezeichneten Embryo der Sammlung von 44 cm Länge untersucht.

Obgleich somit die Untersuchungen sich nur auf ein geringes Material erstrecken, so giebt doch die hervorgetretene vollkommene Uebereinstimmung in dem Wesen der Structur der untersuchten fünf Flossen den Befunden eine genügende Sicherheit, wenngleich nicht zu bezweifeln ist, dass die Vergleichung mit den Verhältnissen eines ausgewachsenen Finn- oder Pottwales unsere Kenntnisse und unser Verständniss in mancher Beziehung bereichert haben würden[1]).

Die Schwanzflosse der Walthiere stellt eine platte Verbreiterung des hinteren Körperendes in seitlicher s. transversaler Richtung dar. Durch diese sogenannte horizontale Stellung unterscheidet sich die Delphinflosse schon äusserlich wesentlich von der dorsiventral gerichteten oder senkrechten Schwanzflosse der Fische. Fernerhin wird

[1]) Willy Kükenthal giebt in seinem grossen Werk „Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren" (Jena, Bd. I, 1889. Bd. II, 1893) Bd. II Seite 263, an, dass seine Nachuntersuchungen vollkommen mit meinen Ergebnissen übereinstimmen.

Digitized by Google

sie nicht, wie diese letztere, von einem zarten dünnen Gewebe gebildet, welches nur durch ein System radiär eingeordneter fester Stäbe Widerstandsfähigkeit erhält, sondern sie ist ein [**81**] wesentlich aus Bindegewebe gebildetes Organ, das seine Stütze grösstentheils durch die Art seiner Construction aus dem an sich weichen Gewebsmaterial erhalten muss, da nur ein einziger fester Strang, ein Ausläufer der Wirbelsäule sich in dasselbe fortsetzt. Wir können uns das Organ danach als aus einem *axialen*, wesentlich knöchernen *Theil* und aus zwei ihm angefügten platten bindegewebigen Theilen, den „*Flossenflügeln*" bestehend, vorstellen. Dieses Organ ist durch die vor ihm gelegenen Wirbel, welche die Grundlage des sehr schmalen und nur allmählich nach vorn sich verbreiternden Schwanzes bilden, mit dem Rumpfe des Körpers in nicht geringem Grade beweglich verbunden.

Die Flächengestalt der Flosse ist der Hauptsache nach die eines niedrigen gleichschenkeligen Dreieckes (s. Taf. II, Fig. 1, 3 u. 5), dessen breite Basis nach hinten, und dessen stumpfe Spitze nach vorn gerichtet ist. Jedem Flossenflügel kommt demnach als Hälfte eines gleichschenkeligen Dreieckes die Gestalt eines rechtwinkeligen Dreieckes zu. Genauer betrachtet ist aber jeder Flossenflügel etwas nach hinten abgelenkt, so dass eigentlich die Basis der Flosse keine einheitliche quere, sondern eine in der Mitte gebrochene Linie darstellt, wie dies Fig. 1 erkennen lässt. Der Grad dieser Ablenkung nach hinten scheint beträchtlich zu variiren. An dem so charakterisirten Umriss haben wir jederseits einen vorderen, sehr schräg von innen und vorn nach hinten und aussen verlaufenden, und einen weniger schräg gestellten hinteren Rand zu unterscheiden; und bei der transversalen Stellung der platten Flosse trennen diese Ränder zugleich die Oberfläche des Organes in eine ventrale und in eine dorsale Fläche.

Das Genauere angehend, so verbreitert sich die Flosse von der Schmalheit des Schwanzes in anfangs nach vorn concavem dann convexem Bogen rasch und stetig nach aussen und hinten, so dass der hintere quere Durchmesser der Flosse die grösste Breite des Organes misst. Die beiden äusseren, zugleich hinteren Ecken sind stark abgerundet und der hintere Rand zeigt sich in seiner hinteren Hälfte leicht nach hinten concav, im medialen Theil convex und in

Digitized by Google

der Mitte selber wieder tief bis fast zum letzten Schwanzwirbel eingeschnitten. In vulgärer Darstellung wird die Flosse nicht ganz unzutreffend als halbmondförmig bezeichnet. Innerhalb der von uns umgrenzten Charaktere wechselt die Gestalt nicht unbeträchtlich; trotzdem aber fühlt, und das ist für die Bedeutung des Umrisses nicht unwesentlich, das Auge des Beschauers eine gewisse innere Harmonie in den mannigfaltigen Biegungen des Grenzcontours, welche durch jede kleine Abweichung beim Abzeichnen in unangenehmer Weise gestört wird; ein Zeichen, dass trotz der individuellen Variationen jedes Organes von einer gewissen inneren Gesetzmässigkeit des Umrisses nicht abgewichen wird.

Die Dickenverhältnisse des Organes sind sehr mannigfach und für uns [82] von besonderer Wichtigkeit. Es sind zwei Richtungen der Dickenänderung zu unterscheiden. Ein Mal nehmen die Flossenflügel von innen nach aussen an Dicke stetig ab, und zweitens findet ein Abfall der Dicke nach beiden Seiten von einer das Organ an der Grenze des vorderen und mittleren Drittels durchziehenden, in Fig. 1 punctirten Linie statt. Die Art des Abfalls ist auf dem senkrecht zu dieser Linie geführten Querschnitt Fig. 2 zu erkennen; es zeigt sich, dass der Abfall von der dicksten Stelle nach beiden Seiten zwar ungleich aber zunächst langsam, dann allmählich rascher erfolgt und nach vorn schliesslich zu einem ganz stumpfen Rande, nach hinten zu einer keilförmigen Zuschärfung führt. Die Combination der Dickenabnahme nach aussen und nach vorn und hinten ist derartig, dass der vordere dickere gewulstete Rand gleich der ganzen Flosse von innen nach aussen dünner wird, während dagegen der hintere Rand in seiner ganzen Ausdehnung wesentlich gleich dünn ist.

Der Schwanz im engeren Sinne, welcher als Flossenstiel fungirt, ist nur in transversaler Richtung so schmal, wie ihn die Abbildung in Fig. 3 zeigt. Im Profilbild dagegen ist er dorsal wie ventral durch einen hohen Kamm verbreitert, welcher letzterer kielartig vom Rumpfe zur Schwanzflosse zieht, um auf dieser allmählich auszulaufen.

Den Aufbau des Flossenkörpers angehend, so wird der axiale Theil vornehmlich repräsentirt durch einen Ausläufer der

Digitized by Google

Wirbelsäule, welcher sich beim erwachsenen Thier mit 16, im Allgemeinen an Grösse nach hinten abnehmenden Wirbeln durch die ganze Flosse bis kurz vor den Rand des medianen Einschnittes hindurch erstreckt. Die vordersten fünf dieser Wirbel schliessen sich an Gestalt den vorhergehenden Schwanzwirbeln an, d. h. sie sind vorzugsweise in dorsiventraler Richtung entwickelt, also seitlich abgeplattet, im Ganzen von ovalem Querschnitt. Der sechste Wirbel bildet in seiner Gestalt den Uebergang zu den Verhältnissen der letzten zehn Wirbel. Diese sind entgegengesetzt den ersteren Wirbeln in dorsiventraler Richtung stark abgeplattet; in transversaler Richtung zeigen sich die vordersten derselben von gleicher oder fast noch grösserer Breite als die zunächst vor ihnen gelegenen Wirbel. Vom siebent letzten Wirbel an folgt dann auch eine erhebliche, zuletzt rasch zunehmende Verkleinerung in der Breitendimension, und der letzte Wirbel wird in meinen Exemplaren nur noch durch einen runden Knochenkern repräsentirt. Die Ecken dieser abgeplatteten Wirbelkörper sind zu stark prominenten dicken Vorsprüngen entwickelt; und zwischen denselben zieht sich auf beiden lateralen Seiten der Wirbel je eine tiefe Furche nach hinten. Jeder Wirbelkörper wird von vorn nach hinten durch zwei Löcher durchbohrt, welche an den vorderen Wirbeln näher beisammen stehen und an den hinteren abgeplatteten Wirbeln weiter [83] seitlich auseinander rücken. Blos die fünf vordersten Wirbel tragen gleich den Schwanzwirbeln dorsale Bogen; ventral dagegen reichen die Bogen noch um fünf Wirbel weiter herab, fügen sich aber blos als Anhangsgebilde den Zwischenwirbelscheiben an. Diese letzteren, die Zwischenwirbelscheiben, sind sehr niedrig und nehmen nur sehr wenig nach hinten an Höhe ab, wie aus Fig. 3. ersichtlich; sie haben immer einen breiten Gallertkern (s. S. 182) und zeigen äusserlich die vom Menschen her bekannte Structur aus zwei schräg sich durchkreuzenden Faserzügen; sie gewähren im Zusammenhange mit der Gestalt und Grösse der Wirbel zwischen den vorderen Wirbeln nur sehr geringe, an den letzten Wirbeln aber, besonders in dorsiventraler Richtung starke Biegsamkeit. Die totale Biegungsabweichung der ganzen Schwanzwirbelsäule kann sowohl rückwärts wie bauchwärts einen rechten

Digitized by Google

Winkel betragen. Die Seitenbiegung erreicht wohl kaum 20 Grad.

Bei den Embryonen sind natürlich die Knochenformen weniger ausgeprägt; und es ist zugleich bemerkenswerth, dass in der Flosse des Braunfischembryo von 39 cm Länge blos 14 Wirbel, in der des Walfischembryo von 29 cm Länge blos 10 Wirbel vorhanden sind.

Dicht neben der Wirbelsäule verlaufen vier starke Sehnenstränge, zwei dorsale und zwei ventrale, jeder derselben auf eigenthümliche Weise fest umscheidet. Ausserdem erstreckt sich noch jederseits eine weniger dünne Sehne an der Mitte der Seitenflächen der Wirbel herab, ihren Weg in der erwähnten Längsfurche nehmend. Das Genauere über die eigenthümlichen Gestalt- und Verbreitungsverhältnisse der Sehnen wird erst zu schildern sein, nachdem wir den Bau der Flossenflügel kennen gelernt haben.

Die Seitentheile der Flosse oder die **„Flossenflügel"** bestehen ihrer Hauptmasse nach, abgesehen von Gefässen und Nerven, aus dichten Lagen faserigen Bindegewebes und sind durch dasselbe zugleich fest mit den Wirbeln und den Sehnenscheiden verbunden. Die einzelnen Schichten, in welche der bindegewebige Grundstock der Flosse gesondert ist, breiten sich parallel der Oberfläche aus und sind, abgesehen von der das Ganze einhüllenden Haut, an Zahl drei, eine mittlere dickere und zwei äussere, die mittlere auf jeder Seite einfach überziehende. Diese beiden letzteren gehen am Rande des Organes in einander über, sodass sie auch als eine einzige aufgefasst werden könnten.

Die mittlere Schicht wird aus zwei mit einander verfilzten Fasersystemen gebildet und stellt entsprechend ihrer grösseren Dicke die Hauptmasse des Organes dar, wie aus Taf. II Fig. 2 ersichtlich. Sie ist es auch, welche die Gestalt der Flosse wesentlich bestimmt. Von den beiden Fasersystemen ist das eine in der Flächenausbreitung der Flosse gelegen und zeichnet sich durch gebogenen Verlauf seiner Fasern aus, daher wir es *gebogenes Fasersystem* (s. S. 477) nennen wollen. Das andere System bildet niedrige, die Flosse quer durchsetzende und damit zugleich die beiden äusseren Schichten ver-

Digitized by Google

bindende Lamellen und besteht dementsprechend aus kurzen Fasern, so dass es durch den Namen *kurzfaseriges System* gegenüber den anderen Systemen wohl unterschieden ist.

Die jederseits von der mittleren Schicht sich findende äussere Schicht dagegen ist dünner und besteht nur aus einem einzigen Fasersystem; sie nimmt gleich dem ganzen Organ nach aussen, vorn und hinten, besonders rasch aber gegen die Ränder an Dicke ab. [84] Das Fasersystem der äusseren Schicht soll der Verlaufsrichtung seiner Fasern entsprechend als *radiäres Fasersystem* bezeichnet werden.

1. Die äussere Schicht. Ist von den Seitentheilen der Flosse mühsam durch Flächenschnitte die fest damit erwachsene Cutis entfernt worden, so zeigt sich sehr deutlich die parallel der Oberfläche gelegene, in grobe dicht neben einander liegende Bündel geordnete Schicht des *radiären Fasersystems*. Die Faserung desselben breitet sich im Allgemeinen radiär von der Axe her nach aussen, vorn und hinten aus, aber mit Vorherrschen der Richtung nach aussen und hinten, wie dies die Figg. 1, 3 und 4 zeigen. Die einzelnen Radien sind dabei mit Ausnahme eines einzigen an der Grenze des vorderen und zweiten Viertels der Flosse gelegenen fast geraden, zugleich erheblich gekrümmt; die vorderen nach vorn concav, die nach hinten, vom fast geraden Radius befindlichen nach hinten concav gebogen. Die Krümmung wird meist erst gegen das Ende des Bündels am Rande der Flosse stärker und ist auf dem mittleren Theile des Flossenflügels sehr gering. Nur die vordersten Radialbündel, welche in gerader Längsrichtung vom Stiel der Flosse herkommen, wenden sich, sobald sie die Flosse erreicht haben, sofort in stark geschwungenem Bogen nach aussen.

Schneidet man längs dieser Faserrichtungen senkrecht zur Oberfläche das Organ an verschiedenen Stellen durch, so sieht man auf allen Schnittflächen, dass die Schicht während ihres Verlaufes nach aussen an Dicke abnimmt, anfangs weniger, gegen den Rand hin rascher; und bei genauer Betrachtung hat man an manchen Schnitten Gelegenheit wahrzunehmen, dass die Verjüngung nicht allein durch die Flächenausbreitung der Bündel und durch Endigen der Fasern innerhalb der Schicht bedingt sein kann, sondern dass hier und da,

Digitized by Google

besonders gegen den Rand hin, auch eine Verminderung des Faserlagers durch Einstrahlung von Fasern in das mittlere Polster zu Stande kommt.

Axialwärts verlängern sich die Fasern zum Theil, indem sie ihre Richtung fortsetzen, etwas über die Mittellinie hinaus auf die andere Seite und verflechten sich mit den Radialfasern dieser Seite, oder gehen in die Sehnenscheide über. Ein anderer Theil der Fasern steigt axialwärts gegen den dorsalen bez. ventralen Kamm empor, die Fettmasse in rein trajectorischem Bogen durchsetzend.

[85] Die Fasern unserer Schicht sind durch zwischenliegendes Bindegewebe in grobe Bündel gesondert; und in jedem Bündel ist die Anordnung derartig, dass die oberflächlichst gelegenen Fasern am weitesten über das Organ verlaufen und gegen den Rand hin endigen, während successive die tieferen Fasern näher der Axe aufhören.

2. Die mittlere Schicht. Die von diesen äusseren Schichten eingeschlossene mittlere Schicht wird, wie vorausgeschickt wurde, aus zwei auf das innigste verfilzten Fasersystemen gebildet.

Betrachtet man, um sich über die complicirten Verhältnisse dieser Schicht zu orientiren, zunächst den angefertigten radiären Durchschnitt des Organes noch einmal und zwar jetzt auf das Verhalten der mittleren Schicht, so sieht man lauter feine Streifen, welche rechtwinkelig die beiden äusseren Schnitte verbinden; und es macht den Eindruck, als zögen sich in der Schnittfläche die Fasern von einer Radiärschicht zur anderen. Diese Vermuthung erweist indessen schon eine Besichtigung mit der Loupe als im Allgemeinen unzutreffend, denn blos für die Theile in der Nähe des hinteren Randes kommt ihr eine gewisse Berechtigung zu. Genau genommen stehen diese faserigen Streifen auch nicht vollkommen rechtwinkelig zu den Oberflächen, sondern allenthalben tritt eine ganz geringe Abweichung von der rechtwinkeligen Richtung dadurch ein, dass stets die am Rande des Schnittes nebeneinander liegenden Streifen früher oder später im Verlaufe durch die Dicke des Organes über einander weggehen, sich überkreuzen. Weiterhin ist auch noch als constantes Verhalten zu beobachten, dass dicht neben der äusseren Schicht diese Streifen dünner werden und deutlich Querschnitte von

Digitized by Google

Faserbündeln zwischen ihnen sichtbar werden. Es würde sehr lehrreich gewesen sein, die letzterwähnten Verhältnisse auch im Grossen, z. B. an ausgewachsenen Finnfischen, untersuchen zu können, um zu sehen, ob daselbst die Streifen durch Verdickung und unter Beibehaltung desselben Ueberkreuzungswinkels in's Grosse übertragen sind, oder ob die Vergrösserung durch Vermehrung der Elementartheile hervorgebracht wird.

Fertigt man zur weiteren Untersuchung mit sehr scharfem flachem Messer einen Flächenschnitt mitten durch die mittlere Schicht an, so tritt gleichfalls ein durch bestimmte Liniirung charakterisirtes und zu falscher Auffassung seiner Bedeutung verlockendes Structurdetail hervor. Auf der ganz matten Schnittfläche zeigt sich eine stark gebogene lineäre Streifung, deren Entstehung nicht ohne weiteres klar ist.

Die feinen Linien dieser Streifung erstrecken sich vom hinteren Theile der Wirbelsäule zumeist etwas divergirend und in matten Bogen verlaufend nach aussen und vorn und endigen stets annähernd, aber nie vollkommen rechtwinkelig gegen den vorderen Rand gerichtet, wie es aus dem zweiten Liniensystem der Figg. 1 und 3 ersichtlich ist. Die Linien der äusseren Flossenhälfte entspringen [86] nicht mehr von den Wirbeln, sondern sie gehen blos von den medialen Theilen des hinteren Flossenrandes aus und wenden sich dann in starker Biegung nach vorn. Je weiter nach einwärts die Linien sich befinden, um so gerader ist im Allgemeinen ihr Verlauf und die vor den vorderen zehn Wirbeln entspringenden Linien unterscheiden sich von den hinteren Linien dadurch, dass sie, statt zu divergiren, auf ihrem Verlaufe nach aussen und vorn convergiren. Die abgebildete Linirung wurde zuerst geometrisch aufgenommen, was indess bei der Weichheit des Gebildes und bei der steten Krümmung der Linien zu beträchtlichen Fehlern führte; deshalb wurde das Organ auf die Unterlage aufgenagelt und die Linien durch Durchstechen markirt. Erst durch diese Methode wurde das diese Linien bestimmende Gesetz, welches sich in ihrem später zu schildernden Verhalten zu den Radiärfasern der äusseren Schicht ausspricht, unzweifelhaft festgestellt.

Digitized by Google

Das Zustandekommen dieser Liniirung betreffend, so sieht man an manchen Stellen, zumal im hinteren Theil der Flosse sehr deutliche in der wagrechten Schnittfläche verlaufende und der Liniirung folgende glänzende Bindegewebsfaserbündel, und man ist danach geneigt, auch die übrige Liniirung auf die Existenz solcher in der Schnittfläche verlaufender nur feinerer, nicht mit blossem Auge oder mit der Loupe sichtbarer Fasern zurückzuführen. Aber wenn man den Versuch macht, die vermutheten Fasern aus der Fläche herauszupräpariren, so zeigt sich ein sehr dichtes Filzwerk, an welchem nur sehr seltenen Ortes unser Vorhaben gelingt. Ebenso zeigt die microscopische Untersuchung feinerer Flächenschnitte namentlich im Bereich der vorderen Hälfte der Flosse nur so selten Faserbündel in der gewünschten Richtung, dass ihnen die Herstellung der auch in diesen Präparaten hervortretenden linearen Ordnung nicht allein zugeschrieben werden kann. Biegt man die Flossenhälfte nach aussen um, so öffnen sich längs unserer Linien senkrecht zur Oberfläche eindringende Spalten, welche aber immer nur kurz sind und durch quere oder schräge Faserzüge durchsetzt werden. Setzt man den Scalpellstiel in der Richtung der Liniirung ein und zieht ihn nach hinten, so folgt er bei leichter Haltung dem gebogenen Verlauf der Liniirung.

Aus diesem eigenthümlichen Verhalten schliessen wir auf die Existenz senkrecht zur Oberfläche stehender Faserlamellen, über deren Faserrichtung wir indess noch ebenso im Unklaren sind, wie über die Art, in welcher die Ordnung dieser Lamellen hergestellt und bei den Biegungen des Organes aufrecht erhalten werden kann. Wenn man geneigt ist, im Zusammenhange mit dem Eindruck des Radiärschnittes eine rechtwinkelige Faserung in den Lamellen anzunehmen, so wird diese Erhaltung der Anordnung noch unwahrscheinlicher. Es ist zu erwähnen, dass in der zuletzt von mir daraufhin untersuchten, un- [87] gewöhnlich schlankflügeligen Flosse, welche Fig. 1 darstellt, diese gebogenen Längsfasern viel zahlreicher als an den anderen Präparaten sind, derart, dass sogar im vorderen Theile der Flosse, etwa zwischen jeder dritten und vierten Lamelle, eine solche Faser in der Schnittfläche sichtbar ist. Wenn man nun auch annimmt, dass die entsprechenden Fasern zwischen den andern Lamellen in anderen Schichten

Digitized by Google

gelegen seien, so bleibt die Menge dieser Fasern immerhin so gering, dass sie nicht als die lamelläre Schichtung bedingenden Elemente angesehen werden können, sondern blos als secundär in die präexistirende Schichtung eingefügte Elemente aufzufassen sein werden. Damit erlangen die von uns erschlossenen Lamellen eine besondere morphologische Bedeutung, welcher voraussichtlich auch eine entsprechende functionelle Bedeutung nicht fehlen wird.

Die Zuhülfenahme einer dritten Schnittführung giebt endlich die vollkommene Aufklärung über den Bau dieser Lamellen. Schneidet man längs der Biegung der Liniirung rechtwinkelig zur Oberfläche das Organ durch, so stellt sich die Schnittfläche fast ausschliesslich als aus vollkommen in ihr verlaufenden groben Bindegewebsfaserbündeln gebildet dar, und wenn man einige Faserdurchschnitte sieht, so sind sie stets so schräg durchschnitten, dass man erkennt, dass auch ihre Richtung nur sehr wenig von der Schnittebene abwich. Da auch ganz nahe benachbarte Schnitte längs der Biegungslinie immer dieses selbe Bild ergeben und sowohl die quer- wie die längsverlaufenden Fasern ganz in der Schnittfläche liegen, so ist es ein Beweis, dass hier in der That dichtaneinander geschichtete „Lamellen" vorliegen, welche zur Oberfläche rechtwinkelig stehen und entsprechend unseren Linien über ihre Fläche gebogen sind.

Der Faserverlauf in diesen Lamellen (s. Taf. II Fig. 2) scheint auf den ersten Blick manchmal etwas verwirrt, zumal wenn der Schnitt nicht rein senkrecht und nicht ganz den Biegungslinien entsprechend geführt ist; auf correcten Schnitten aber tritt ein typisches Verhalten sicher hervor, wie es Fig. 2 in schematischer Weise darstellt. Das mittlere Drittel der Längsausdehnung der Schnittfläche nehmen zwei rechtwinkelig sich kreuzende Faserzüge ein, welche gegen den Grenzcontour des Schnittes in halbem rechtem Winkel geneigt stehen. Dies gilt aber blos für den mittleren Theil ihres Verlaufes; gegen die äussere Schicht hin biegen sich die Fasern allmählich zu spitzerer Winkelstellung und schliesst zu einem dem Grenzcontour der Schicht fast parallelem Verlaufe um. In dem gegen den vorderen Rand hin gelegenen Theil der Lamelle ist noch ziemlich dasselbe Verhalten zu erkennen,

Digitized by Google

nur wird es etwas verdeckt dadurch, dass noch andere Faserzüge unregelmässigen Verlaufes sich beimischen, in welchen die Richtung vom vorderen Rand nach hinten die vorherrschende ist.

Im hintersten Theil des Schnittes dagegen tritt stets eine ganz neue Faserordnung auf. Hier sind auch [88] zwei rechtwinkelig zu einander stehende Faserzüge. Der eine Zug verläuft der Länge nach in der gebogenen Lamelle, s. Fig. 2, und dabei ganz oder annähernd parallel der Oberfläche des Organes, also im Schnitte parallel den Seitenkanten desselben, aber in der Mitte der Dicke des Querschnittes in einer mittleren Richtung zwischen beiden Seitenkanten; er stellt das System der *gebogenen Fasern dar*, welches sich auch mit vereinzelten Fasern weiter nach vorn, ja durch die ganze Schnittfläche fortsetzt. Die dem Grenzcontour der Lamelle parallelen Fasern liegen neben der äusseren Schicht sehr dicht und bilden hier eine fast geschlossene Faserlage. Dieser der Oberfläche der Schicht parallele Verlauf der in ihrer Nähe verlaufenden Fasern findet gleichsam eine Fortsetzung an den beiden schräg stehenden Fasern, sobald sie sich der Oberfläche nähern; auch hier wird dadurch eine dünne Oberflächenschicht der Oberfläche paralleler Fasern hergestellt, ein functionell sehr wichtiges Verhalten. An der Grenze des mittleren und hinteren Drittels biegen sich die von hinten kommenden Längsfasern zum Theil allmählich zu der Richtung der schrägen Fasern um, womit ein Uebergang zwischen beiden Verlaufstypen hergestellt wird, der weiterhin noch dadurch vermittelt wird, dass an die Stelle der hinten rechtwinkelig zur Oberfläche stehenden Fasern nach vorn zu allmählich mehr und mehr schräge Fasern treten, bis schliesslich beide Fasersysteme gleich schräg stehen und damit auch gleich lang werden. Der andere Faserzug ist blos im hinteren Drittel entwickelt und steht rechtwinkelig zu ersterem System.

Ausserdem ist noch zu bemerken, dass von den beiden schrägen Faserzügen des vorderen und mittleren Drittels manchmal der eine Zug nach der einen, z. B. der dorsalen Kante der Schnittfläche, der andere nach der ventralen hin vorherrscht oder allein vorkommt; und dass gleichzeitig dies Verhalten auf der anderen Schnittfläche desselben Schnittes in umgekehrter Weise vorhanden ist. Dies

Digitized by Google

deutet an, dass die beiden sich kreuzenden Faserzüge sich in einzelnen Bündeln unter wiederholtem Durchtreten durch die Fasern der anderen Ordnung durchflechten. Dafür spricht auch das Verhalten, dass man gelegentlich die eine Faserrichtung die ganze Breite des Schnittes einnehmen sieht, während von dem andern Faserzuge blos eine Durchschnittslinie sichtbar ist. Diese einfache einmalige Durchkreuzung der beiden Faserzüge erklärt nun die nicht vollkommen senkrechte Stellung der Streifen, welche wir auf dem Radiärschnitt kennen lernten.

Schliesslich ist noch ein allen Faserbündeln unserer Lamellen gemeinsames und sehr bedeutungsvolles Verhalten zu erwähnen: die Faserbündel aller Richtungen sind alle in der Fläche der Lamellen viel breiter als senkrecht dazu; in der Fläche 0,2—0,6—0,9 mm breit erreichen sie senkrecht dazu kaum $^1/_6$ dieser Grösse. Also alle die Lamellen constituirenden Faserbündel sind in der Flächenausdehnung der Lamellen verbreitert, senkrecht dazu abgeplattet; eine Erscheinung, die auf eine Compression der Lamellen hinweist.

[89] Die Fasern der mittleren Schicht sind an der Oberfläche der Schicht stets fest mit der darauf liegenden äusseren Schicht verknüpft, und von Stelle zu Stelle treten auch direct Fasern der mittleren Schicht in die äussere in der Weise über, dass sie senkrechte Septa zwischen den Fasern dieser äusseren Schicht bilden. Durch diese Befestigung der Fasern an der Oberfläche wird also schon die lamelläre Ordnung aufrecht erhalten; wir werden aber an anderen Schnitten erkennen, dass noch vielmehr für die Ordnung innerhalb dieser Lamellen und unter denselben gethan ist.

Man kann nach vorstehender Schilderung die Lamellen constituirt denken aus zweierlei Fasern: aus *kurzen Fasern*, welche quer oder schräg von einer äusseren Schicht zur entgegengesetzten die Lamellen der mittleren Schicht durchziehen und aus Fasern, welche längs der Lamellen verlaufen und daher der Biegung derselben folgen, die gebogenen Fasern. Diese letzteren Fasern verdienen von den ersteren gesondert zu werden, sowohl, weil sie in Folge ihres Längsverlaufes zu einer anderen besonderen Function befähigt sind, indem sie die ganze Lamelle an die Anfangsstelle derselben, an die

Digitized by Google

hinteren Wirbel befestigen, als auch weil sie überhaupt nur im hinteren Theile der Lamellen integrirende Bestandtheile der Lamellenformation sind, während sie weiter vorn eigentlich nur zwischen den aus zwei anderen rechtwinkelig zu einander stehenden Fasersystemen vollkommen formirten Lamellen verlaufen. Es macht den Eindruck, dass, da sie einmal aus anderen Gründen vorhanden waren, sie am hinteren Theile der Flosse, wo sie reichlicher sind, den Beitrag zur Lamellenbildung als eine secundäre Function übernommen haben; dies spricht sich dadurch aus, dass ausser ihnen nur noch ein einziges senkrecht zu ihnen stehendes Fasersystem an diesen Stellen vorhanden ist, so dass ihnen also ein wesentlicher Antheil an den überall durch zwei rechtwinkelig zu einander stehenden Fasersystemen hergestellten Lamellen zukommt. [?]

Für eine derartige Auffassung der Selbstständigkeit der gebogenen Fasern spricht auch das Verhalten derselben im embryonalen Zustande der Flosse, über welches wir hier einiges nachholen müssen. Die Flosse des 29 cm langen Walfischembryo hat noch nicht die typische äussere Gestalt; trotzdem besitzt sie im Innern die geschilderte Schichtenbildung mit vollkommen typischer Liniirung innerhalb derselben, wie Fig. 4 zeigt[1]). Aber die genauere Untersuchung ergiebt zweierlei Abweichungen von dem normalen Verhalten der weiter entwickelten Flosse. Erstens ist die mittlere Schicht noch nicht mit der äusseren fest verbunden, sondern Bündel der ersteren lassen sich auf dem Flächenschnitt durch das Organ [**90**] mit Leichtigkeit im Zusammenhang von der äusseren Schicht abtrennen, so dass man in der entstandenen Lücke der mittleren Schicht sehr gut das Verhältniss der Faserverlaufsrichtung derselben, mit der der freigelegten äusseren

[1]) Bestätigend und ergänzend sagt W. Kükenthal loco cit. S. 264 bezüglich der Schwanzflossen von Embryonen: „Schnittserien, die ich durch die Schwanzflosse sehr kleiner Embryonen gelegt habe, welche die äussere Form des erwachsenen Organes durchaus noch nicht wiedergeben, sondern noch eine schmale, lanzettförmige Gestalt haben, zeigen mir, dass die charakteristische bindegewebige Differenzirung schon in diesen jungen Stadien zu bemerken ist. Schon ehe die Schwanzflosse ihre äussere Form erreicht hat, differenzirt sich ihr Bindegewebe in der beschriebenen Weise". Vergl. S. 201, 373 und Bd. II, S. 231.]

Digitized by Google

Lamelle vergleichen kann. Zweitens aber lassen sich auch einzelne dickere und dünnere Bündel der mittleren Schicht leicht im Zusammenhang den gebogenen Linien folgend herausheben; ein Beweis, dass die mittlere Schicht vorwiegend oder ausschliesslich aus „gebogenen" Fasern besteht, dass die „kurzen Fasern", welche die Lamellengliederung bewirken und die gebogenen Fasern innerhalb der mittleren Schicht und diese letztere selber an die äussere Schicht befestigen, noch fast fehlen. Gegen den vorderen Rand der Flosse hin scheinen indess schon mehr solche Fasern angelegt zu sein, da hier die Auslösung der gebogenen Faserbündel schwerer ist. Bei der Schwanzflosse des 39 cm langen Braunfischembryo dagegen, welche bereits die normale äussere Gestalt besitzt, ist auch in dem bezüglichen Verhalten der mittleren Schicht keine Abweichung mehr von dem Baue des erwachsenen Organes mehr zu erkennen.

Der Verlauf der gebogenen Lamellen ist im Allgemeinen geschildert worden; aber das eigentliche Gesetz desselben tritt erst hervor, wenn man ihn mit dem Verlauf der Faserrichtungen in dem radiären Fasersystem vergleicht. Projicirt man die genauen Aufnahmen beider Liniensysteme auf einander, so ergiebt sich die wichtige Regel, dass *das „radiäre Fasersystem" und das „Lamellensystem" trotz des mannigfach gebogenen Verlaufes beider allenthalben „rechtwinkelig" zu einander stehen.* Dies Verhalten lässt sich auch direct am Präparate feststellen; besonders leicht an der jungen embryonalen Walfischflosse, wo, wie eben dargethan, die gebogenen Fasern der mittleren Schicht sich noch leicht von einander und von der äusseren Schicht isoliren lassen, sodass man in der entstandenen Lücke beide Faserrichtungen im ganzen Verlaufe eines gebogenen Faserbündels direct vergleichen kann. Freilich ist diese Möglichkeit gerade an das Fehlen der eigentlichen Lamellen geknüpft, aber da diese, wenn sie erst vorhanden sind, stets der Richtung der gebogenen Fasern folgen, ist die Beobachtung doch ausreichend. An erwachsenen Organen gestatten flache, von der Oberfläche in das Organ geführte Schrägschnitte einen directen Vergleich der Verlaufsrichtungen in beiden Schichten, da auf diesen Schnitten an der Grenze beider Schichten beide Fasersysteme zugleich sichtbar

Digitized by Google

werden. Sie bestätigen obige Regel durchweg und nur am hinteren dünnsten Rand zeigt sich eine geringe, in Fig. 3 deutlich wiedergegebene Abweichung.

Durch diese feste Regel kommen die Fasersysteme beider Schichten in vollkommene gegenseitige Abhängigkeit von einander derart, dass wenn das System der einen Schicht gegeben ist, damit auch jede Linie des anderen vollkommen bestimmt ist; denn eines der beiden Systeme als gegeben ge-
[91] dacht, ist durch jeden Punct der Fläche blos eine einzige und in ihrem ganzen Verlaufe durch das Organ bestimmte Linie zu ziehen möglich, welche unserem Gesetz entspricht.

Es ist für das Verständniss der Function von Bedeutung, die Verbindungsweise der Fasern derselben Lamelle und benachbarter Lamellen unter einander genauer zu kennen. Wir hatten bereits gesehen, dass bei Biegung einer der Fläche nach halbirten Flosse über die Aussenseite, die Lamellen auf der Schnittfläche sich von einander entfernen und Spalten sich öffnen, welche quer oder schräg von feinen Fasern durchzogen werden, was eine directe Verbindung der Lamellen unter einander bekundet. Diese Spalten sind aber nicht so lang als die Lamellen, ja sie erreichen kaum $^1/_6$ oder $^1/_{10}$ des Verlaufes der Lamellen von den hinteren Wirbeln bis zum vorderen Rande der Flosse. Dies deutet auf ein sehr wichtiges, auch auf andere Weise bestimmbares Verhalten hin, darauf, dass die einzelnen Lamellen nicht continuirlich durch die ganze bezeichnete Strecke sich fortsetzen, sondern dass Verschmelzungen und Theilungen der Lamellen zur Regel gehören. Daraus und im Zusammenhang mit der Thatsache, dass die Lamellen auch der Fläche nach oft nicht scharf geschieden sind, könnte ein wenig sorgfältiger Untersucher Veranlassung nehmen, den Lamellentypus zu verläugnen; denn in der That wird man keine einzige Lamelle auf eine grössere, etwa 2 cm erreichende Strecke hin isolirt, blos durch secundäre Fasern mit ihren Nachbarn verbunden, vorfinden. Dem denkenden Beobachter aber wird es nicht leicht entgehen, dass durch den Verlauf der schrägen Fasern in senkrecht zu den Oberflächen stehenden Flächen, welch'

Digitized by Google

letztere allenthalben senkrecht zu den Radiärfasern stehen und nur minimal von dieser Norm bei den Verschmelzungen mit Nachbarlamellen abweichen, das Typische vollkommen ausgesprochen ist; und gerade der Umstand, dass die Ausführung des Typus nicht exacter vollzogen ist, wird Licht auf die Genese und auf die functionelle Bedeutung der Einrichtung werfen.

Fernerhin, wenn man eine Lage von ein paar Lamellen herausschneidet, so lässt sich die erhaltene Platte weder in die Länge noch in die Breite dehnen. Ersteres kann durch die längsverlaufenden gebogenen Fasern bedingt sein; letzteres aber, die Unmöglichkeit der Dehnung in die Breite, beweist bei dem schrägen Faserverlauf, dass die Streckung dieser schrägen Richtung durch feste Verbindung der schrägen Fasern unter einander verhindert ist. Es bestehen also auch Verbindungen der Fasern der einzelnen Lamellen; diese können indess nicht vollkommen jeder einzelnen Lamelle allein angehören; denn wenn es gelungen ist, eine einzelne Lamelle zu isoliren, so lässt sie sich relativ leicht auseinanderziehen. Dies beweist, dass die Verbindungsfasern bei der Isolirung der Lamelle grossen Theils zerschnitten worden sein müssen. Weiterhin ist schon oben angeführt worden, [92] dass es sehr mühsam ist, einzelne der gebogenen Fasern aus dem Filzwerke zu isoliren.

Haben wir so Beweise für eine sehr innige Verbindung der geschilderten Fasersysteme der mittleren Schicht, so giebt ein Experiment einen sehr überraschenden Hinweis auf die Art dieser Verbindung. Schneidet man nämlich in der Richtung der Radiärfasern der äusseren Schicht ein prismatisches längliches Stück aus der mittleren Schicht derart, dass keine Fasern der äusseren Schicht mehr sich daran befinden, so kann man dieses Stück mit Leichtigkeit auf das Dreifache seiner Länge ausdehnen, ehe ein dann erst allmählich steigender Widerstand die weitere Dehnung hemmt. Dies zeigt, dass nach dieser Richtung hin keine straffen Verbindungen in der mittleren Schicht bestehen und zugleich lehrt es, dass die Festigkeit der ganzen Flosse in dieser Richtung allein den beiden radiären Fasersystem der äusseren Schichten zu verdanken ist. Noch interessanter aber ist das weitere Verhalten dieses bezeichneten Stückes. Im Zustande dieser starken Dehnung hat

Digitized by Google

es die ursprüngliche dreieckige oder viereckige prismatische Gestalt, in der es ausgeschnitten worden ist, vollkommen verloren; es ist jetzt ein ganz unregelmässig umgrenzter, aus durchaus verwirrten Fasern bestehender, leicht biegsamer Strang. Versucht man aber diesen Strang wieder zusammenzuschieben, so gelingt dies sehr leicht, und er nimmt überraschender Weise wieder vollkommen seine ursprüngliche, von glatten Schnittflächen umgrenzte Gestalt an, und wiederum werden die regelmässigen Lamellen in ihm erkennbar. Drückt man das Stück weiterhin noch etwas in der Richtung der Radien zusammen, so wird es ganz fest und Verschiebung der Lamellen gegen einander, also Abscheerung ist vollkommen unmöglich, während dieselbe im erschlafften Zustande mit Leichtigkeit ausführbar ist. Dieses eigenthümliche Verhalten bekundet über den Bau der mittleren Schicht dreierlei: einmal, dass die Dehnung nicht durch Zerreissung, sondern durch Erschlaffung verbindender Fasern zu Stande kommt, zweitens, dass alle Faserbündel durch secundäre Fasern so vielseitig mit ihrer Nachbarschaft verknüpft sind, dass auch durch eine so grossartige äussere und innere Deformation nur Verbiegungen, aber nicht die geringste Unordnung der Fasern entstehen kann; drittens endlich beweist die Verbindung so leichter Dehnbarkeit in radiärer Richtung mit so grosser Widerstandsfähigkeit gegen Compression und Abscheerung, dass die Verbindung der typisch geordneten Structurfasern durch secundäre Fasern fast ausschliesslich in den Richtungen der Structurfasern selber erfolgen muss. Dieser Schluss ergiebt sich auf folgende, an Kartenblättern leicht demonstrirbare Weise.

Wenn man an zwei aufeinanderliegenden Kartenblättern die Verschiebbarkeit derselben dadurch hemmt, dass man sie mehrfach quer durchsticht und so mit dem Faden zusammennäht, so wird dadurch auch zugleich die Abhebbarkeit der Blätter von ein- [93] ander vollkommen aufgehoben. Wenn diese letztere erhalten bleiben und gross sein soll, so muss man die Fäden derart hindurchziehen, dass jeder Faden am einen Rande des einen Kartenblattes eingestochen, dann zwischen den Blättern bis zum entgegengesetzten Rande beider Blätter fortgeführt und dort durch das andere Blatt ausgestochen und verknotet wird. Wenn dasselbe sodann mit einem zweiten Faden in um-

Digitized by Google

gekehrter Weise an beiden Kartenblättern ausgeführt worden ist, so sind die Blätter in der Richtung dieses „*Abscheerungs-Faserpaares*“ (s. S. 182) unverschieblich, während man sie unter Beanspruchung grosser Flächenbiegsamkeit mit Leichtigkeit von einander abheben kann. Es erhellt daraus zugleich, warum in unserem ausgezogenen Prisma die Lamellen undeutlich werden und schliesslich scheinbar verschwinden mussten, da sie ganz verbogen, zum Theil auch wohl in ihrer Faseranordnung selber alterirt wurden; andererseits war es ganz natürlich, dass sie bei Zusammenschiebung wieder ihre normale Gestalt erhielten und im Zustande der Compression jede Flächenverschiebung der Lamellen gegeneinander unmöglich war, während dieselbe im Zustande der Erschlaffung, wo die Lamellen nicht gespannt, also biegsam sind, aber sehr leicht ausführbar sein muss. Also blos für Abscheerung, welche während der Compression stattfindet, ist eine derartige Construction und in specie, wie das Experiment zeigt, das Material der mittleren Schicht widerstandsfähig. Diese Erörterung greift schon etwas in den functionellen Theil der Abhandlung über; es erschien jedoch wünschenswerth, der richtigen Würdigung dieser eigenthümlichen und nicht ganz leicht verständlichen Verhältnisse von vorn herein den Weg zu bahnen. Der Versuch ergiebt weiterhin noch, dass auch in ganz dünnen, „radiär“ ausgeschnittenen Streifen der mittleren Schicht von nur einem Millimeter Durchmesser, trotz der allseitigen Auslösung aus den natürlichen Verbindungen nach dem Ausdehnen beim Wiederzusammenziehen, solche Selbstordnung eintritt; dies lässt erkennen, dass diese Abscheerungsfäden nicht, wie wir es beim Kartenblatt, um das Princip augenfällig zu machen, gethan haben, grosse Strecken weit von einander angeheftet sind. Im Minimum ist blos nöthig, dass jeder Abscheerungsfaden eine, wenn auch kleine Strecke parallel zwischen den beiden Lamellen, welche er verbindet, verläuft.

Nachdem die Existenz dieser Abscheerungsfasern sicher erschlossen war, habe ich mich bemüht, ihrer selber in dem Fasergewirr ansichtig zu werden. An geeigneten dünnen Schnitten, welche auf einem Objectträger während der microscopischen Beobachtung auseinandergezogen und danach wieder zusammengedrückt wurden, gelang es, sie während dieser beiden Phasen deutlich in ihrem Verhalten

Digitized by Google

zu beobachten. Es sind Fasern von im Maximum $^1/_{10}$ mm meist aber geringerer Länge und 2 μ (0,0020 mm) Dicke, welche beim Auseinanderziehen zweier benachbarter Lamellen feine spitzwinkelige, aus zwei Faserrichtungen gebildete Maschennetze bilden. Bei [94] starker Distraction erlangen die Fasern allmählich die Richtung des Zuges, und die Dehnbarkeit hat damit ihr Ende erreicht; beim Zusammenschieben kehren die beiden sich kreuzenden Fasersysteme allmählich wieder zu ihrer Richtung mit den durch sie verbundenen Lamellen zurück und werden bei weiterer Compression angespannt. An manchen Stellen ist blos eines der beiden Fasersysteme erkennbar.

Es muss fernerhin für die Beurtheilung der Functionsweise dieser „Abscheerungsfasern" von Wichtigkeit sein, die Art ihrer Koppelung mit den durch sie gekoppelten groben Faserbündeln zu kennen. Die daraufhin gerichtete Untersuchung ergab das einfachste und beste Verhalten. Die Abscheerungsfäden werden dadurch geliefert, dass aus den grossen Faserbündeln einzelne, durch nichts, weder durch Verlaufsrichtung noch durch Gestalt unterschiedene Primitivfasern unter geringer Ablenkung zu einem benachbarten in gleicher Richtung verlaufenden Bündel herübertreten und dann längs seiner ihren Verlauf nehmen. Indem solche Uebertritte von Primitivfasern nach entgegengesetzter Richtung erfolgen, entstehen sich überkreuzende Faserpaare, welche, wenn sie wie hier sehr zahlreich sind, als ein besonderes Fasersystem aufgefasst werden können und jede Verschiebung der verbundenen Gebilde längs ihrer Richtung verhindern. Das Wesentliche für uns ist, dass sie vor und nach ihrem Uebertritt in der Richtung der durch sie verbundenen Bündel verlaufen, dass sie also nicht etwa durch Umschlingung sich mit ihnen verbinden. Es bleibt danach blos noch die Frage, wie der Faserbündelverband selber zu Stande kommt.

Die Verbindung der Primitivfibrillen zu Primitivfasern von 0,5—1,5—2,0 μ Durchmesser findet wie bei den Sehnen des Menschen durch Kittsubstanz statt; und es ist besonders hervorzuheben, dass diese Primitivfasern hier wie im erwachsenen Individuum auch bei den Sehnen nicht auf eine weitere Strecke hin verfolgbare selbstständige Gebilde sind, als welche letztere sie der Histologe gern schil-

Digitized by Google

dert; sondern dass sie im Gegentheil blos locale Verklebungen von Primitivfibrillen darstellen, welche eine kleine Strecke weiter oben oder unten unter Zerspaltung der Faser in zwei oder drei Theile wieder gelöst wird. Indem sodann diese Theile sich wiederum mit Nachbartheilen anderer Fasern zu neuen Primitivbündeln verschieben, und indem diese Vorgänge abwechselnder Verklebung und Trennung gleichzeitig an vielen nebeneinanderliegenden Primitivfibrillen stattfinden, werden gröbere Bündel, mit blossem Auge sichtbare Bindegewebsfasern gebildet. Es findet so längs des Verlaufes eines groben Faserbündels eine fortwährende Umordnung der Primitivfibrillen zu neuen durch Kittsubstanz mit einander vereinigten Faserbündeln statt; und das Constante und functionell Wichtige ist die Existenz durchgehender Primitivfibrillen und deren, vielfachen Umordnungen unterliegende Vereinigung durch Verklebung zu Primitivfasern [95] und dieser letzteren zu gröberen Fasern. Diese Verklebung ist bei der Feinheit der Primitivfibrillen und ihrer daher relativ grossen Oberfläche eine sehr innige und feste. Denn wenn schon feines Metallpulver trotz des vielmal höheren specifischen Gewichtes längere Zeit in Wasser suspendirt erhalten werden kann, allein in Folge der bei kleinen Körpern relativ grossen, der Adhäsion dienenden Oberfläche, so muss die Verbindung so feiner Fasern durch eine äusserst geringe Menge Kittsubstanz eine sehr feste Vereinigung herstellen. Diese Festigkeit lässt sich nicht leicht genau ermitteln; aber man gewinnt von ihr schon eine für unsere Zwecke genügende Vorstellung an dem deutlich fühlbaren Widerstand, welcher zu überwinden ist, wenn man feine Bindegewebsfasern mit den Präparirnadeln in querer Richtung auseinanderzuziehen versucht. Die Festigkeit dieser queren Verbindung durch die Kittsubstanz ist stets beträchtlich geringer als die Zugfestigkeit der Primitivfibrillen selber, denn letztere zerreissen nicht bei solchen Isolirungsversuchen.

Damit haben wir den bindegewebigen Grundstock unseres Organes bis zu dem Aufbau aus den letzten Formelementen, bis zu den Primitivfibrillen analysirt, und es würde nun wünschenswerth sein, auch über den Bau dieser selber etwas zu wissen. Indess die Methoden, welche versprechen, darüber uns Einiges erkennen zu

Digitized by Google

lassen, sind noch zu wenig ausgebildet und ihre Resultate zu schwer zu deuten, als dass sie hier schon verwerthet werden könnten. Es soll daher dieser Theil meiner Untersuchung auf eine spätere Mittheilung verspart und die Qualität der Primitivfibrillen zunächst als gegeben hingenommen werden. Diese Qualität besteht vor Allem in einer sehr grossen Zugfestigkeit in der Richtung der Faser, welche, wenn sie auch nicht genau gemessen ist, wohl nicht hinter der der Pflanzenfasern zurückbleibt, also trotz ihrer 60% Wasser viele Metalle übertrifft und an die Festigkeit weichen Eisens heranreicht. Dazu kommt, wie theoretisch aus ersterer Eigenschaft abzuleiten, eine wohl auch sehr beträchtliche Druckfestigkeit in querer Richtung (Weiteres siehe S. 187). Diese kann aber in Folge der geringeren Festigkeit des Kittmateriales in parallel faserigen Gebilden nur unter bestimmten Umständen voll zur Verwendung gelangen, da für gewöhnlich ein Ausweichen der Fasern nach der Seite stattfinden wird, sobald die Festigkeit des Kittmateriales überschritten ist. Wir werden indessen in der geschilderten Structur auch Einrichtungen erkennen, welche auf eine Verhinderung dieses Ausweichens hinzielen und daher eine Beanspruchung der Fibrillen in querer Richtung über die Festigkeitscoefficienten der Kittsubstanz hinaus ermöglichen.

Wir haben in dem letzten Theil unserer Schilderung ausser den zuerst dargestellten Fasern, welche die gröbere, leicht sichtbare Structur des Gebildes herstellen und welche zugleich, wie sich zeigen wird, durch die grobe Gesammtfunction des Organes direct be- [96] stimmt werden, eine zweite Art Fasern kennen gelernt, deren Aufgabe es ist, diesen Structurelementen erster Ordnung zu dienen. Ihre Dienste bestehen theils in Bewirkung räumlicher Sonderung der Structurelemente erster Ordnung in Gruppen, wie es sich bei der radiären Faserschicht vorfand; zweitens aber zur Herstellung und Erhaltung von Verbindungen der Structurelemente erster Ordnung Diese letztere Function ist bei Stützorganen die wichtigere; und es ist für sie eine ganz bestimmte, von der Function der Structurelemente erster Ordnung abhängige Anordnung und Verbindung der betreffenden Elemente nöthig. Bei den Knochen,

Digitized by Google

welchen von vornherein allseitige Widerstandsfähigkeit und Continuität zukommt, sind natürlich innerhalb eines daraus gefertigten Organes weder besondere trennende noch verbindende, koppelnde Structurelemente zweiter Ordnung, wie man die betreffenden Gebilde benennen könnte, nöthig. Dagegen würde ein aus verschiedenen Theilen gebautes Stützgebilde, etwa eine eiserne Brücke, ohne solche Verbindungstheile, ohne Niete, ebenso auseinanderfallen, wie unser Organ ohne die Structurelemente zweiter Ordnung. Deshalb war es berechtigt, dass wir ihnen einige Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Die Structurelemente erster und zweiter Ordnung werden ihrerseits wieder gebildet aus Structurelementen dritter Ordnung, aus den Primitivfibrillen und diese sind gekoppelt durch Kittsubstanz, sodass in letzter Instanz alle Verbindungen durch die Kittsubstanz hergestellt werden.

Nach der Schilderung des Baues der drei Schichten der Flosse verdient noch ein ungleiches Verhalten derselben zur Wirbelsäule besondere Beachtung. Da die radiären Fasern, welche die beiden äusseren Schichten bilden (s. Taf. II Fig. 3 u. 4) von vorn und innen nach hinten und aussen verlaufen, also im Speciellen von vorn nach hinten sich erstrecken, so gehört ihre Befestigung mehr den vorderen Metameren der Flosse an, während diese für das gebogene Fasersystem gerade umgekehrt ist. Wenn nun eine Bewegungsursache von vorn nach hinten über die Metameren abläuft, so werden zuerst die äusseren, radiären Schichten und die zugehörigen Theile der Flosse in bestimmter Weise bewegt, während die Bewegungsart, welche durch die Bewegung der hinteren Metameren und der von ihnen entspringenden gebogenen Fasern in der Flosse entsteht, erst nach diesen an die Reihe kommen wird, also wenn schon der Effect der ersteren Bewegungsart vorausgegangen und fast über die ganze Flosse abgelaufen ist. Deshalb ist es von Interesse, die Grösse der Flächen zu kennen, welche durch jedes der beiden Fasersysteme von einem Wirbel zusammen mit den vor ihm gelegenen Wirbeln in Bewegungszustand versetzt werden kann. Die bezüglichen Messungen wurden mit dem Polarplanimeter an der Hälfte der in Fig. 3 gegebenen Abbildung angestellt und ergaben zunächst für den Flächen-

Digitized by Google

[97] raum der seitlichen halben Flosse 179,8 und 179,9 □cm, also im Mittel 179,8 □cm; davon kam auf die Seitenhälfte der Wirbelsäule 13,1 □cm, wonach 166,7 □cm für den von den Wirbeln aus beweglichen, bindegewebigen Theil der Flosse verbleiben. Die vordersten acht der 16 Schwanzflossenwirbel bewegen durch die ihnen zugehörigen Fasern der radiären Schicht 118,2 □cm oder 70,8% des Flossenflügels, dagegen durch die gebogene Schicht blos 10,2 □cm oder 6,7%. Also von den den vorderen acht Wirbeln eventuell zugeführten Kräften können durch Vermittelung der radiären Schichten 70% auf die diesem Fasersystem zukommende Weise bewegt werden, während der gleichzeitige Effect der Bewegung der gebogenen Schicht fast Null ist. Für die vordersten zehn Wirbel ist dies Verhältniss noch ungleicher: sie bewegen durch die Radiärfasern 151 □cm oder 90,7%, durch die gebogene 16,1 □cm oder 10%. Lassen wir die Bewegungsursache noch auf zwei weitere Wirbel sich erstrecken, so dass blos die drei letzten kleinsten Wirbel unbewegt bleiben, so ändert sich das Verhältniss schon ein wenig mehr zu Gunsten der gebogenen Fasern. Es werden jetzt bewegt 162,2 □cm oder 97,2% durch die Radiärfasern, also fast die ganze Flosse, bei 29,2 □cm oder 17,5% durch die gebogenen Fasern. Die nach letzterer Zahl noch übrig bleibenden, 137,2 □cm betragende Faserausbreitung des gebogenen Systemes oder 82% der Flosse können ihre Bewegungsimpulse also blos von den kleinen drei letzten Wirbeln aus erhalten, während vorher schon der Effect der radiären Schicht bereits vollkommen über die Flosse bis auf 2,8% derselben abgelaufen ist. Es ist also ein fast vollkommenes Aufeinanderfolgen der von den beiden Fasersystemen aus bewirkten Bewegungsarten zu gewärtigen, denn erst wenn die Wirkung der radiären Schicht fast zu Ende ist, setzt die Wirkung der gebogenen Schicht der Hauptsache nach ein.

Es erübrigt nun noch, das Verhalten der Sehnen zu schildern, welche als Transmissionsriemen die am Rumpf producirte Kraft in vier Strängen durch den ungemein schlanken Schwanz hindurch der Flosse zuführen.

Die ihnen zugehörigen Muskeln sollen hier blos in so weit besprochen werden, als dies für das Verständniss ihrer Action und

Digitized by Google

für die Bildung ihrer Sehnen erforderlich ist. Diese Kraftmaschinen liegen ausschliesslich an den beiden Seitentheilen des Rumpfes, während die viel stärkeren dorsalen und ventralen Muskelmassen sich schon an die Schwanzwirbel der Flosse inseriren und daher die Flosse nur im Ganzen bewegen. Die uns angehenden Muskeln bilden jederseits eine dorsal und eine ventral von den Processus transversi der Wirbel gelegene Gruppe, von denen jede selber wieder aus zwei nebeneinanderliegenden Muskeln besteht, welche die aus ihnen hervorgehenden Sehnen immer von beiden Seiten her je zwei zu einer geschlossenen *Sehnenröhre* zusammen geben. Diese Sehnenröhren stecken zwiebelschalenartig ineinander und sind in ihrer Insertion so vertheilt, dass jedem der 16 Flossen- [98] metameren eine ganze Sehnenröhre, und zwar die äusserste Röhre dem vordersten, die nächste innere dem zweiten u. s. w. und schliesslich die innerste dem hintersten Abschnitt der Flosse zukommt. Daraus ergiebt sich von selber, dass sie successive endigen müssen, die äusserste zu vorderst, die hinterste zuletzt; und immer dient die äussere Sehne als Sehnenscheide der von ihr umschlossenen nächsten Sehnen. Da vier solche in gleicher Weise sich vertheilende Sehnenstränge vorhanden sind, zwei dorsale und zwei ventrale, oder zwei rechte und zwei linke, so ist ein hoher Grad selbstständiger Bewegung der einzelnen Metameren durch diese Einrichtung ermöglicht. Indem zugleich die Anordnung der Muskeln derartig ist, dass sie in derselben Reihenfolge, als sie an den Metameren der Flosse von vorn nach hinten inseriren, an den Metameren des Rumpfes von vorn nach hinten entspringen, so ist ein einfacher, die Muskeln in dieser Richtung durchlaufender Impuls im Stande, auch die Theile der Flosse in dieser Reihenfolge zu bewegen.

Die Insertion der Sehnen an ihrem Metamer geschieht auf der dorsalen und auf der ventralen Seite in etwas verschiedener Weise. Das Wesentliche aber daran ist übereinstimmend, dass jede Sehnenröhre einen Theil ihrer Fasern in die Tiefe zu dem Wirbelkörper, einen anderen, oft grösseren Theil unter successiver Auffaserung von vorn nach hinten in die Radiärfasern der äusseren Flossenschicht übertreten lässt, so dass beim

Digitized by Google

Anziehen der Sehne sowohl der Wirbel als die zugehörigen Theile der äusseren Faserschicht der Flosse nach derselben Seite bewegt werden; doch ist aus der successiven Auffaserung der Sehne wohl nicht zu folgern, dass sie auch successive angespannt werden könnten, da die Fasern vor ihrer Insertion fast zu einem einzigen Strang verbunden sind. Einige Fasern strahlen gelegentlich auch neben dem Wirbel vorbei in die mittlere Schicht aus, so dass diese nicht blos durch die oben erwähnte Ausstrahlung der Radiärfasern in dieselbe mitgenommen wird. Gelegentlich giebt auch eine Wirbelsehne noch einen Zweig zum nächsthinteren Wirbel ab.

Die Stärke der Sehnen angehend, so möchten die Sehnen der letzten acht Metameren, obgleich ihr Verbreitungsgebiet beträchtlich kleiner ist, wohl ebenso dick, vielleicht sogar dicker sein, als die der acht vorderen grösseren, aber in ihrem Wirbelabschnitt weniger beweglichen Metameren.

Damit haben wir die Schwanzflosse des Delphins in ihren functionell wichtigsten Verhältnissen kennen gelernt. Es ist noch hinzuzufügen, dass dorsal und ventral ein aus Fettgewebe gebildeter Kamm vom Schwanze her auf die Flosse übertritt, um gegen das hintere Ende allmählich zu verlaufen; und dass das ganze Organ von einer festen, der Unterlage unverrückbar angehefteten Cutis überzogen wird.

Diese Cutis der Schwanzflosse besteht aus einer beim Braunfisch sehr dünnen, beim Delphin aber recht beträchtlichen Leder- [99] haut, von welcher sich in beiden Fällen sehr hohe Papillen erheben und in die entsprechend dicke Epidermis einsenken. Obgleich die Cutis ausser ihrer festen Anheftung auf ihrer Unterlage keine für die Function der Flosse wichtigen besonderen Eigenschaften besitzt, so lässt sie doch einige Eigenthümlichkeiten erkennen, welche für das Verständniss des Baues der Flosse als sehr werthvolle Fingerzeige anzusehen sind. Erstens nämlich ist die Haut nicht vollkommen glatt, sondern sie besitzt gewöhnlich schon in ausgebreitetem Zustande einige Falten und diese vermehren sich noch, wenn die Flosse gleichmässig gebogen wird. Diese Hautfalten nun haben einen ganz bestimmten Verlauf. Sie verlaufen nämlich, um es kurz zu sagen,

Digitized by Google

allenthalben in derselben Richtung, als die in der mittleren Schicht unter ihnen liegenden gebogenen Lamellen. Obgleich ihrer nicht gar viele sind, so ist doch dieses Verhalten vollkommen deutlich und auch schon bei den beiden Braunfischembryonen erkennbar ausgesprochen. Nur ganz vorn am Uebergang des Flossenstieles zur Flosse findet sich eine kleine Abweichung in diesem Verhalten, welche in Fig. 1 auf Taf. II durch punctirte Linien an dieser Stelle angedeutet ist.

Weiterhin findet sich ein analoges Verhalten und zwar viel feiner ausgebildet in der Ordnung der Cutispapillen.[1]) Diese sind nämlich in Reihen geordnet, und die Reihen stimmen in Richtung und Verlauf ebenfalls wieder mit den unter ihnen liegenden gebogenen Lamellen überein.

Dasselbe gilt schliesslich auch von dem Faserlager der Lederhaut selber, indem letztere aus einem wohlgeordneten Fasersystem besteht, dessen Fasern allenthalben die bezeichnete Richtung haben, und damit zugleich auch allerorts rechtwinkelig zu den Fasern der radiären Schicht verlaufen. Diese vierfache Uebereinstimmung in so eigenthümlichen Verlaufsrichtungen wird sich von grösstem Nutzen für die functionelle Deutung derselben erweisen.

Fassen wir das Ergebniss bezüglich der Structur kurz zusammen, so besteht die Flosse, abgesehen von dem Hautüberzuge, aus drei Schichten, einer mittleren dickeren, die Gestalt der Flosse wesentlich bestimmenden, und jederseits aus einer äusseren. Während letztere blos aus einem einzigen Fasersystem besteht, welches sich wesentlich radiär von vorn und innen nach hinten und aussen ausbreitet, dabei namentlich gegen die Ränder der Flosse hin eigenthümlich gebogen ist, so besteht die mittlere Schicht aus mehreren, innig miteinander verwebten Fasersystemen. Der Hauptsache nach ist diese Schicht gebildet aus lauter, die Flosse der Dicke nach annähernd quer durchsetzenden, dicht aneinander gelagerten

[1]) Ueber die Gestalt dieser Papillen siehe Seite 528.]

Digitized by Google

Lamellen, welche einen derartig gebogenen Verlauf haben, dass sie allenthalben rechtwinkelig zu den [100] über ihnen liegenden Fasern der äusseren Schicht verlaufen. Diese Lamellen sind selber wieder aus mannigfachen Faserrichtungen gebildet, wobei jedoch als Wesentliches hervortritt, dass zumeist zwei Fasersysteme rechtwinkelig sich kreuzen, und dass an den Rändern jeder Lamelle die Fasern die Richtung des Randes selber annehmen, sodass also die Umgrenzung der Lamellen gleichsam durch ein dem Rande paralleles Fasersystem stattfindet. Ausser den Lamellen gehen in die Zusammensetzung der mittleren Schicht Fasern ein, welche von den hinteren Wirbeln entspringen und in der Richtung der Lamellen verlaufend die Flosse nach vorn und aussen durchziehen. Dabei betheiligen sie sich in dem hinteren Theile der Flosse zugleich als integrirende und die Structur bestimmende Bestandtheile an der Lamellenbildung, während sie gegen den vorderen Rand hin nur zwischen den Lamellen ihren Weg nehmen. Die Lamellen selber sind durch ein System von „Abscheerungs-Faserpaaren" „der Fläche nach unverschiebbar" gegen einander verbunden; dagegen fehlt jede feste Verbindung der Lamellen in den rechtwinkelig zu ihnen stehenden, also den Radiärfasern entsprechenden Richtungen; und umgekehrt fehlen den Radiärfasern feste Verbindungen in Richtung der Lamellen.

Das Allgemeinste sind also zweierlei rechtwinkelig sich kreuzende Fasersysteme mannigfachen aber typisch gekrümmten Verlaufes, von denen eines selber wieder aus rechtwinkelig sich kreuzenden Fasern besteht, also Erfüllung des Raumes mit bestimmt gelagerten und gebogenen Systemen mehrfach rechtwinkelig zu einander orientirter Bindegewebsfasern.

Die Insertion von Sehnen findet in der Flosse selber statt und zwar derart, dass eventuell jedes der 16 Metameren der Flosse selbstständig bewegt werden kann, und zwar sowohl die Wirbel als die Fasern der radiären Schicht, so dass active Gestaltänderungen in eigenthümlicher von der Structur der Flosse abhängiger Weise als möglich gedacht werden müssen.

Digitized by Google

B. Functionelle Bedeutung des Baues der Delphinflosse.

Die Schwanzflosse verbunden mit dem sie bewegenden Muskelapparat bildet das hauptsächlichste Locomotionsorgan des Delphins, dieses besten Schwimmers des Meeres. Um den Bau dieses Locomotionsorganes verstehen zu können, wird zunächst zu erörtern sein, auf welche Weise überhaupt mit einer Schwanzflosse Locomotion erzeugt werden kann, und welche Anforderungen dabei an das Organ gestellt werden.

Die Locomotion erfolgt dadurch, dass die Stellung der Flosse zu dem massigen schwerbeweglichen Rumpfe activ eine Aenderung erfährt, wobei die Flosse im Wasser bewegt wird. Die bei dieser Bewegung stattfindende [**101**] Verdrängung von Wasser ist mit Ueberwindung einer Gegenwirkung, eines Widerstandes verbunden; und da Wirkung und durch dieselbe erzeugte Gegenwirkung stets an Grösse einander gleich, in der Richtung aber entgegengesetzt sind, so wird durch diesen Widerstand ein Rückstoss auf die Flosse und auf den mit ihr verbundenen Rumpf ausgeübt, welcher das ganze Thier mit derselben Kraft vorwärts, bez. nach einer Seite treibt, mit welcher das Wasser durch die Flosse rückwärts oder nach der anderen Seite geworfen wird.

Untersuchen wir erst diejenigen Bedingungen, welche einer derartig vermittelten, in bestimmten Richtungen intendirten Locomotion nöthig bez. am günstigsten sind.

1. Als Hauptlocomotion ist die Bewegung in der Richtung nach vorn anzusehen, weil sie zur Verfolgung einer Beute oder zum Entfliehen vor einem Feinde im Allgemeinen die geeignetste sein wird, und weil sie zugleich diejenige Richtung ist, in welcher der Körper zufolge seiner länglichen Gestalt den geringsten Bewegungswiderstand findet. Um diese Vorwärtsbewegung in der Längsrichtung des Thieres, diese reine Propulsion zu ermöglichen, ist es erforderlich, dass der Rückstoss möglichst genau die Richtung der Axe des Thieres erhalte. Dazu muss der Flossenstoss in das Wasser möglichst rein in der Richtung der Axe des Thieres nach hinten erfolgen; und dies ist der Fall, wenn die stossende Fläche in rechtwinkeliger Abknickung von der Körperaxe in der Richtung dieser Axe nach hinten bewegt wird. Eine solche Bewegung trägt die

Digitized by Google

Charaktere eines reinen Stosses an sich, Fortbewegung eines Körpers in einer bestimmten und zwar mit seiner Längsausdehnung zusammenfallenden Richtung, und wir wollen sie deshalb als *„Stossbewegung"* bezeichnen. Diese Stossbewegung durch Verschieben eines rechtwinkelig geknickten Körpertheiles längs der Körperaxe nach hinten, ist aber blos unter successiver Streckung kleinster abgeknickter Theile und unter Vorausgehen einer neuen Abknickung an den dicht davor gelegenen Stellen möglich, wie es Fig. 1 andeutet, also unter einem Verchieben der Knickungsstelle nach hinten. Dasselbe kann auch bei blos schiefer Abbiegung geschehen, nur ist dann der Erfolg nicht ein Rückstoss parallel der Längsaxe des Thieres, sondern der Rückstoss erlangt durch die Reflexion des Wassers an der schief zur Vorstossrichtung stehenden Platte selber eine schiefe Richtung; daher entsteht in diesem Falle nicht blos Locomotion nach vorn, sondern zugleich eine der Schiefstellung entsprechende Drehung des Thieres um seine Queraxe.

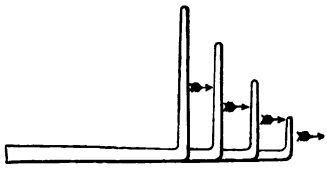


Fig. 1.

[**102**] Die successive Streckung durch Verschieben derstets im rechten Winkel abgeknickten Flossentheile ist das Idealbild einer mit dem hinteren Körperende auszuführenden Propulsionsbewegung; aber es ist, die nöthigen Biegungs- und Streckungseinrichtungen als gegeben gedacht, blos zu verwirklichen bei unendlich dünnen Gebilden; denn nur da ist eine successive isolirte Umlagerung der kleinsten Theile aus der abgeknickten Stellung in die Längsrichtung möglich, sodass keine Drehbewegung, sondern eine reine Vorstossbewegung wie durch eine in einem Schlitten verschobene Platte stattfindet.

2. Ist das abgeknickte und gestreckte Gebilde aber von endlicher Dicke, so wird sowohl die Abbiegungsstelle eine grössere Krümmung darstellen, deren schiefe Stellung zur Axe bei dem Vorwärtsschieben einen schrägen und daher drehenden Rückstoss erzeugen wird; und andererseits ist jetzt auch die Streckung nicht mehr successive an kleinsten Theilen, sondern nur an grösseren Theilen auf ein Mal

Digitized by Google

möglich, sofern das Gebilde nicht vollkommen homogen elastisch ist; und dies wird sich beträchtlich steigern, wenn, wie bei unserem Gebilde, die Axe in gröbere, an sich feste und nur untereinander beweglich verbundene Metameren gesondert ist. Damit kommt eine principiell verschiedene Art der Locomotion gleichzeitig zur Geltung, die Locomotion durch „Umdrehung" eines geraden Anhängsels unter Drehung desselben um sein vorderes Ende als um eine feste Axe. Dasselbe fand vorher blos bei unendlich kleinen Theilen auf ein Mal statt und hatte daher keinen Effect; je grösser aber diese gemeinsam um eine Axe gedrehten Theile sind, um so grösser muss die Wirkung dieser Drehbewegung sein, und es ist ein Bewegungsmodus möglich, wo die ganze Flosse so um eine vor ihr im Schwanze gelegene Axe gedreht wird.

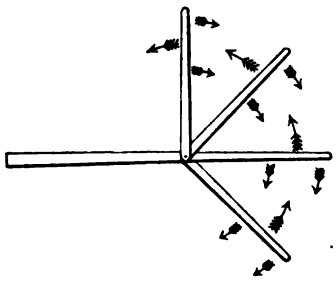


Fig. 2.

Untersuchen wir zunächst diesen extremen Fall, welcher mit einer kleinen Modification bei Fischen, welche in engen Gefässen gehalten werden, der gewöhnliche und leicht zu beobachtende ist. Ist die ganze selber starre Flosse rechtwinkelig abgelenkt und wird der Mittellinie durch Umdrehung um die Knickungslinie wieder zugeführt, so wird das Wasser dabei zuerst gerade nach hinten, dann mehr und mehr schief und schliesslich bei Erreichung der Mittellage rein quer zur Längsrichtung des Thieres geworfen; dem entsprechend wirkt also der locomotorische Rückstoss zuerst rein propulsiv, dann schief, also zugleich drehend; und zuletzt rein um eine Quer- [**103**] axe drehend. Wird diese Bewegung über die Mittellinie fortgesetzt, so findet dasselbe in umgekehrter Reihenfolge und Richtung statt; sowohl Drehung und Längsverschiebung geschehen jetzt nach der entgegengesetzten Seite. Die Locomotion erfolgt dabei nach rückwärts, und wir können uns vorstellen, dass bei gleichmässigem pendelartigen Hinundherschlagen das Thier immer innerhalb derselben Strecke vor- und rückwärts bewegt und auf- und abwärts gedreht wird, ein Ueberwiegen der Propulsion findet erst dann statt, wenn die Rückkehr-

Digitized by Google

bewegung zur Mittellage kräftiger, also rascher ausgeführt wird, als die Entfernung der Flosse von der Mittellage, weil der Reibungswiederstand rascher als die Geschwindigkeit wächst. Das Wesen derartiger Bewegung ist Drehung eines länglichen Gebildes um eine feste am Ende des Gebildes oder in der Verlängerung desselben gelegene quere Axe, also eine Bewegung wie beim Schlagen; bei letzterem wird der Stab, mit welchem geschlagen wird, in gleicher Weise um das Schulter- oder Handgelenk bewegt, deshalb wollen wir diese Flossenbewegung um eine feste Axe *„Schlagbewegung"* benennen. Es ist dabei nicht unerlässlich nöthig, dass das ganze Gebilde bei dieser Bewegung vollkommen steif bleibt; der Charakter wird nicht wesentlich geändert, wenn es auch sich biegt und wie ein eingespannter Stahlstab um die Mittellage schwingt; aber der locomotorische Effect kann dadurch etwas vergrössert werden. Es ist auch nicht nöthig, dass immer die ganze Flosse zur Schlagbewegung verwendet wird, also die Drehung um eine vor ihr gelegene Axe verfolgt, sondern es kann eventuell die Drehung der Flosse um eine in ihr selbst gelegene Axe stattfinden und somit blos der peripher von der Axe gelegene Theil die Schlagbewegung vollziehen.

3. Schliesslich ist es auch, wie schon angedeutet, möglich, dass jedes Metamer um eine besondere vor ihm gelegene Axe gedreht wird, dass also die Drehungsaxen von vorn nach hinten verschoben werden; und dieser Fall führt uns wieder zur Stossbewegung, von welcher wir ausgingen, zurück. Diese *Combination von Stossbewegung und Schlagbewegung* ist die häufigtse und bei der begrenzten Leistungsfähigkeit des Materiales beste Locomotionsbewegung. Wir wollen die gemischte Bewegung *„Wellenbewegung"* benennen, weil sie in der That die empirisch einzig mögliche Wellenbewegung ist, da eine reine Wellenbewegung, wie die zuerst geschilderte, ohne alle Schlagbewegung in unseren Verhältnissen nicht herstellbar ist. Wir sind so auf einem anderen Wege zu demselben Resultat gelangt, wie jüngst Strasser[1]) in seinen tief eingehenden

[1]) Berichte der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. April und Mai 1882. Ferner die soeben erschienene ausführliche Abhandlung: Zur Lehre über die Ortsbewegung der Fische. Stuttgart 1882. 126 S.

Digitized by Google

Untersuchungen über die Ortsbewegung [**104**] der Fische, welcher die Irrthümlichkeit der von Borelli her festgehaltenen Ansicht, dass die Locomotion durch Schlagbewegung, also wie die Bewegung eines Kahnes durch Schläge mit dem Steuerruder erfolge, nachgewiesen hat.

Bis jetzt haben wir blos eine „Streckungswelle" betrachtet, dagegen die Entstehung der Krümmung, sowie die der Streckungswelle nachfolgende entgegengesetzte „Krümmungswelle" unbeachtet gelassen. Wir können uns auch in Rücksicht auf unsere specielle Aufgabe der Erklärung der Gestalt unserer Flosse darauf beschränken, anzudeuten, dass die Krümmung der Flosse ebensowohl passiv durch die Widerstände des Wassers beim Herabkommen einer Hemmungswelle, als auch durch active Anspannung seitens direct krümmender Muskeln bewirkt werden kann. Interessenten, welche genauer die Vorgänge bei der Locomotion durch Wellenbewegung kennen lernen wollen, werden in dem genannten Werk Strasser's ausreichendste Belehrung finden.

Die Folgen der bisherigen Deductionen für die nothwendige „Gestalt" der Flosse sind mehrfache. Wenn ein massiges Gebilde durch die Bewegung eines Anhanges locomotorisch beeinflusst wird, so summiren sich die locomotorischen Kräfte bezw. Widerstände von dem äussersten Ende des bewegenden Theiles gegen den passiv bewegten hin; dem entsprechend müssen die Schwanzflossen und der Schwanz von hinten nach vorn an Dicke zu- und daher zugleich an Biegsamkeit abnehmen. Dasselbe muss aus dem gleichen Grunde an der Flosse von aussen nach innen der Fall sein, da die Flossenflügel an dem Axenscelete befestigt sind, und sich also der Druck der gleichmässig belasteten Flächen in dieser Richtung summirt. Es ist daher zweckmässig, dass in der That die Flosse nach diesen Richtungen hin dicker, bezw. die Wirbel nach vorn zu grösser werden. Indem damit zugleich die Biegsamkeit sich verringert, muss auch die Fähigkeit zur Stossbewegung kleiner werden und deshalb die Schlagbewegung relativ zunehmen. Da aber die Schlagbewegung um so drehender wirkt, je geringer die Abweichung des schlagenden Theiles von der Mittellinie ist, so ist es nützlich, wenn dieser in Folge seiner Dicke fast nur auf diese Weise wirkende Theil schmal ist und das Organ gegen das hintere, biegsamere Ende hin sich verbreitert und so die Fläche

Digitized by Google

der Stossbewegung möglichst vergrössert. Diese Verbreiterung ist deshalb an unserem Organ auch in hohem Maasse ausgesprochen, viel mehr als an der Schwanzflosse der Fische. Doch ist noch ein später zu erwähnendes, den Fischen fehlendes locomotorisches Moment bei der Verwendung und Ausbildung dieser Breite mitbetheiligt.

Die Bewegung, welche das so gestaltete, in Summa über jede Oberfläche blos um 90° biegsame Organ auf das Thier hervorbringen kann, muss daher trotz der der Propulsion günstigen Gestaltung noch eine stark um eine Queraxe drehende Componente enthalten. Da unser Thier aber durch seine [**105**] Lungen auf die Luftathmung angewiesen ist, so ist es sehr zweckmässig, dass die Flosse in ihrer Stellung von der dorsiventralen Richtung der Fischflosse abweicht und transversal gerichtet ist; denn aus dieser horizontalen Stellung der Flosse folgt, dass der drehende Nebeneffect der locomotorischen Bewegung das Thier bei jedem zweiten Schlage der Oberfläche zuführen muss, sodass dasselbe von selber immer Gelegenheit zur Athmung erhält.

Zur Ausführung der geschilderten Bewegung ist ein Muskelapparat nöthig, welcher fähig ist, die Reihe der einzelnen Wirbel successive zu biegen und zu strecken; und einen solchen haben wir bei der Beschreibung der bezüglichen Einrichtung in sehr vollkommener Weise vorgefunden.

Bis jetzt haben unsere Erörterungen sich blos mit Bewegungen der Axe des Körpers bezw. der Flosse befasst, und es ist stillschweigend vorausgesetzt worden, dass die übrigen Theile insbesondere die Seitentheile der Flosse den Bewegungen der Axentheile immer entsprechend folgen, also dass jedem Wirbel der zugehörige Querschnitt der Flosse vollkommen fest und unbeweglich verbunden sei. Dies ist aber nicht der Fall; und es muss fraglich sein, ob dies überhaupt mit unserem Materiale ohne zu grosse Kosten, ohne Aufwendung von Muskelkraft zur Erzeugung blosser Spannung herstellbar, und alsdann, ob es überhaupt zweckmässig wäre; denn für eine fein modulirte Bewegung zur Anpassung an die Eigenbewegungen des Wassers, wie sie durch Wellenübersturz entstehen, wäre sie alsdann nicht geeignet.

Digitized by Google

Die somit nützliche *Eigenbewegung der „Seitentheile"* der Flosse bedarf einer eingehenden Besprechung. Zunächst kann es unzweckmässig erscheinen, dass die Seitentheile nicht den Bewegungen der Wirbel einfach folgen, denn durch das Zurückbiegen der ersteren wird die schlagende oder stossende Oberfläche verkleinert, also der locomotorische Effect verringert. Anders wird das Verhältniss, wenn die Seitentheile durch Zufuhr von Muskelkräften Eigenbewegung erhalten; damit werden ganz neue Bewegungsmöglichkeiten geschaffen. Bei dem Vorhandensein eines geeigneten Muskelapparates können alle die vorher genannten Bewegungsarten: Schlagbewegung, Stossbewegung, und ihre Combination: die Wellenbewegung stelbstständig an den Seitentheilen hervorgebracht werden. Da mir keine directen Beobachtungen über die Bewegung der Flosse zu Gebote stehen, so muss ich mich darauf beschränken, die Bewegungen nach den Möglichkeiten zu beurtheilen, welche der gefundene anatomische Apparat gestattet. Dieser lässt uns schliessen, dass vielleicht eine geringe reine Schlagbewegung bei gestrecktem Flossenflügel vor allem aber eine sehr beträchtliche Schlagbewegung bei gebogenem Flügel, combinirt mit etwas Stossbewegung, auf jedem Flossenflügel, möglich ist; und da die Sehnen, deren Muskeln diese Bewegung hervorbringen, für jedes Metamer selbstständig sind, so lässt sich weiter folgern, dass diese Bewegung nicht nothwendig gleichzeitig in der ganzen Breite des [**106**] Flossenflügels erfolgen muss, sondern in einzelnen Theilen isolirt, z. B. successive von vorn nach hinten stattfinden kann. Die Möglichkeit dieser starken mit Biegung verbundenen Schlagbewegung ergiebt sich aus der grossen Biegsamkeit der Flossenflügel in querer Richtung, und aus dem zu supponirenden Vermögen der bei dieser Biegung passiv gespannten Muskeln der concaven Seite, sich wieder wenigstens bis zur Streckung der Flosse activ zu verkürzen. Ohne dies letztere Vermögen wären in der That die Flossenflügel bei ihrer grossen Biegsamkeit nutzlos und damit die ganze Flosse ein überflüssiger Anhang.

In welcher Weise kann nun diese Eigenbewegung der Flossenflügel der Locomotion dienen? Denken wir uns zunächst die ganze Axe der Flosse in Streckstellung verharrend und

Digitized by Google

blos die beiden Flossenflügel nach einer Seite übergebogen. Diese Biegung muss der Hauptsache nach in rechtwinkeliger Richtung zur Linie der grössten Dicke der Flosse, welche an der Grenze des vorderen und nächst hinteren Viertels der Flosse verläuft und durch die punctirte Längslinie in Fig. 1 auf Taf. II dargestellt ist, geschehen, da bei jeder anderen Biegungsweise die dickste also widerstandsfähigste Stelle in grösserer Ausdehnung durchbogen werden müsste. Diese Linie verläuft schräg von vorn und innen nach hinten und aussen; und die zu ihnen rechtwinkeligen Linien haben danach die Richtung schräg nach hinten und innen und entsprechen dem vorderen Theil der Richtung des „gebogenen" Lamellensystemes; sie sind also die successiven Drehungsaxen der Flosse bei unserer Flächenbiegung, was später des Genaueren nachgewiesen werden wird; und die Biegung wird zufolge der medialen Dickenzunahme des Flügels je weiter nach innen um so geringer sein. Da also die Biegung über schräg nach hinten und innen verlaufende Linien (Niveaulinien s. S. 511) geschieht, so muss die Streckung Wassermengen nach aussen und hinten werfen. Um die relative Grösse dieser Componenten zu erkennen, ist es nur nöthig, diese Niveaulinien z. B. *a b* in Fig. 3 auf die entsprechenden beiden Richtungen: parallel der Axe und senkrecht zu derselben zu zerfällen; dann ergiebt *b c* die relative Grösse der nach aussen geworfenen Wassermasse an. Die Rückstösse durch die nach aussen geworfenen Wassermengen heben sich von beiden Flossenflügeln auf, da sie einander entgegengesetzt sind; die darauf verwendete Kraft ist also bei der symmetrischen Bewegung beider Flossenflügel verloren. Die Rückstösse von dem nach hinten geworfenen Wasser beider Seiten summiren sich und kommen als Propulsionsmomente wie bei der Streckung der axialen Theile [**107**] zur Geltung. Aber letztere sind bei den vorliegenden Winkelverhältnissen gering im Verhältniss zum gleichzeitigen Kraftverlust.

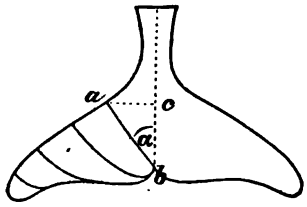


Fig. 3.

Danach mag die ganze Einrichtung als unzweckmässig erscheinen. Aber derartig ist ihre Wirkung nur in der zunächst angenommenen Streckstellung der Flossenaxe. Befindet sich dagegen die Flosse zur Zeit

Digitized by Google

dieser Bewegung im Zustande stärkster, also fast rechtwinkeliger Axenbiegung, so stehen auch diese Niveaulinien annähernd rechtwinkelig, und die Drehung erfolgt dann um verticale Axen und genau wie die Bewegung seitlicher Ruder an einem Kahne, vorwiegend von vorn nach hinten, und sie wird daher ebenso wie solche Ruder durch den Rückstoss fast reine Propulsion erzeugen. Zu dieser *„Ruderbewegung"* ist aber erforderlich, dass während der Streckung der gebogenen Flossenflügel die Drehungsaxe in senkrechter Stellung, also die Axe der ganzen Flosse in rechtwinkeliger Abbiegung erhalten wird, und es muss gefragt werden, ob eine derartige Bewegung vorkommen kann und wird.

Bezüglich dessen lässt sich sagen, dass der ganze Bau der Flosse gerade auf diese „Combination von Schlag- und Ruderbewegung" angelegt sich zeigt. Dies spricht sich darin aus, dass die radiäre Faserschicht, welche diese Bewegung allein vollziehen kann, an den vorderen Metameren ihren Ursprung nimmt, und dass nach der geschilderten Anordnung der Muskeln die vorn am Rumpf gelegenen Muskeln diese Fasern bewegen; während diejenigen Muskeln, welche die Biegung und Streckung der Flossenaxe bewirken, vorzugsweise weiter hinten am Rumpfe entspringen und an den letzten Flossenwirbeln inseriren. Diese vermögen auch die Abbiegung der vorderen Wirbel bei Unthätigkeit der diesen selber zukommenden Beugemuskeln zu erhalten. Denkt man sich die Flosse im Stadium einer extremen Beugestellung, z. B. starker dorsaler Abbiegung der Axe und der Flossenflügel und lässt man nun einen Impuls von vorn nach hinten über die ventralen Muskeln ablaufen, so werden durch die zuerst innervirten vorderen Muskeln zunächst die Radien gespannt und mit den ersten 8 Metameren 144%, mit den ersten 11 Metameren 169% der Flossenflügelfläche gestreckt, während die Biegung der Wirbelsäule entgegen den schwachen Streckwirkungen der vorderen Muskeln auf die Wirbel durch die noch in Spannung befindlichen dorsalen Muskeln der letzten 5 Wirbel fast unverändert erhalten wird. Dann erst kommt der Impuls an die hinteren Muskeln, welche auch das Axenscelet wirksam zu strecken vermögen und so fügt sich der fast vollendeten „Ruderbeweg-

Digitized by Google

ung" unter Vermittelung der an den hintersten Wirbeln befestigten „gebogenen" Fasern die „Schlagbewegung" der Flosse hinzu.

Diese successive Combination der beiden verschiedenen Bewegungsarten, die wir ihrer Bedeutung für die Locomotion des Delphin entsprechend als *„Hauptbewegung"* bezeichnen wollen, stellt eine ungemein nützliche und eigenartige Anpassung an die Specialverhältnisse der Schwanzflosse des [**108**] Delphins vor; denn bei dem Vorhandensein blos eines Axenstrahles ist es unmöglich, dass die Seitentheile der Flosse bei der Schlagbewegung so vollkommen und kräftig mitgenommen werden können, wie vielleicht bei vielstrahligen Flossen mancher Fische. Dies erhellt schon genügend aus den Abbildungen der von mir untersuchten Objecte Figg. 1 und 3; ich habe aber, um es augenfälliger zu machen, in Fig. 6 die von ESCHRICHT gegebene Abbildung einer noch breiteren Flosse reproducirt, welche ohne die Eigenbewegung der Flossenflügel nur einen nachtheiligen Anhang darstellen würde. So aber werden die „Seitentheile" selbstständig durch die kräftigen Radienmuskeln gestreckt und zwar während die Biegungsaxe stark nach der senkrechten Richtung abgebogen ist; und erst in dem Momente, wenn durch diese Streckung die Seitentheile ihre grösste Festigkeit erlangt haben und, wie wir sehen werden, auch mit dem Axenscelet am festesten verbunden sind, erfolgt die Streckung der Axe, und die Flosse wird so kräftig, als überhaupt mit dem vorhandenen Materiale möglich ist, zur zweiten Art der Bewegung zur „axialen Wellenbewegung" verwandt.

Schon ehe diese letztere Bewegung die gestreckte Mittellinie erreicht hat, also schon bevor die Contractionswelle über die Körperseite vollkommen abgelaufen und durch Ueberstreckung zur Beugungswelle geworden ist, kann eine neue Contractionswelle vorn auf der anderen Rumpfhälfte beginnen, und, indem sie den Schwanz nach der anderen Seite zieht, findet die entspannte oder schon durch Ueberstreckung etwas gekrümmte Flosse Widerstand, der sie stärker in Axe und Flügeln krümmt. Wenn dann die neue Contractionswelle bis zur Flosse gelangt ist, so findet sie die vollkommen nach der anderen Seite gekrümmte Flosse vor und eine neue Streckung der Axe und Flosse in axialer

Digitized by Google

Bewegung findet statt. So vollzieht sich alternirend, Schlag auf Schlag die Bewegung unter grösstmöglicher Ausnutzung der Kraft zur Propulsion.

Zur Erleichterung der Vorstellung war angenommen worden, dass die Flossenflügel senkrecht zur Längsaxe des Thieres abgeknickt seien. Das ist aber blos an dem hintersten, den letzten Wirbeln zukommenden Theile möglich und je weiter nach vorn, um so geringer ist diese für den propulsiven Effect der Eigenbewegung der Flossenflügel so günstige Stellung; aber es muss hervorgehoben werden, dass sie nicht so gering ist, als der geringeren Biegsamkeit der vorderen Theile der Wirbelsäule entspricht, sondern wie das Experiment zeigt, werden die Flügel in stärkerem Maasse von der Stellung des hinteren Endes der Axe beeinflusst, als von den vorderen Wirbeln; dies beruht auf den Eigenthümlichkeiten der Structur, welche, wie wir gesehen haben, durch die gebogenen Fasern der mittleren Schicht 82,5 % an die letzteren 3 und blos 17,5 % an die ersten 14 Wirbel knüpft. Es ist ausserdem selbstverständlich, dass die beiden Bewegungsarten auch nicht so vollkommen successive erfolgen, als gleichfalls [**109**] von uns in Vorstehendem angenommen wurde; die beiden Bewegungsarten der „Hauptbewegung" werden sich vielmehr fortwährend combiniren, aber derartig, dass anfangs die „Ruderbewegung" ungemein überwiegt, dass nach und nach die „Schlagbewegung" beträchtlicher wird, und dass diese schliesslich unter Verschwinden der ersteren das alleinige Ende der Bewegungsphase darstellt.

Mit der „Ruderbewegung" erhalten die „Flossenflügel" eine besondere wichtige Function und damit Gelegenheit zu grösserer Entfaltung. Diese Entfaltung braucht nicht rein lateral stattzufinden, sondern es ist günstig, wenn sie zugleich, wie in Fig. 1 der Fall, etwas nach hinten, selbst bis über die Spitze der Wirbelsäule hinaus gerichtet ist, weil dadurch die, der Hauptsache nach quer die Breite der Flügel durchziehenden Biegungslinien eine mehr senkrechte Stellung gegen die Längsaxe des Thieres erlangen, womit die Streckung, wie nach Fig. 1 leicht verständlich, mehr rein nach hinten erfolgt, und der Rückstoss die günstige Richtung nach vorn

Digitized by Google

in höherem Maasse erlangt. So erklärt sich die eigenthümliche Gestalt der Flosse der Waalthiere, und sie erweist sich als eine eigenartige und ungemein nützliche Anpassung an die bei der Entstehung der Flosse präexistirenden Verhältnisse, an das Vorhandensein blos einer einzigen und daher nothwendig dicken, wenig biegsamen, stützenden Axe und eines weichen Bildungsmateriales für die Flosse selber.

Wenn blos ein Flügel die Ruderbewegung und zwar bei Streckung der Flossenaxe ausführt, so resultirt natürlich eine kräftige Drehbewegung, und die Flosse kann so sowohl zur Drehung als zum Widerstande gegen eine passive Drehung von aussen her verwendet werden; es bedarf dazu nicht immer vollkommen einseitiger Benutzung der Flosse, sondern schon ein mehr oder minder der Eigenbewegung auf der einen Seite als auf der anderen kann bei geringem Widerstande für diesen Zweck genügen. Durch die Beweglichkeit ihrer einzelnen Theile vermag sich die Flosse innerhalb gewisser Grenzen sehr mannigfachen Functionen anzupassen; und selbst zur Seitwärtsbewegung des ganzen Thieres kann sie verwandt werden, wenn die Flügel nach entgegengesetzten Seiten zurückgebogen und erstarrt werden, und wenn dann mit dem seitlich sehr biegsamen, und durch geeignete sehr kräftige Muskeln bewegten Schwanze seitwärts geschlagen wird.

Nachdem wir die Bedeutung der „äusseren Gestalt" der Flosse und die Functionen des Organes im Ganzen kennen gelernt haben, sind wir vorbereitet, an unser eigentliches Thema heranzutreten und die **Bedeutung der „inneren Structur" des Organes für diese Functionen** zu untersuchen.

Die Functionen waren im Allgemeinen: *Erschlaffung* zur Biegung der Wirbelsäule und der Flossenflügel und darauf folgende *Erstarrung* bei der Streckung, also „*Formveränderungen verbunden mit Consistenzveränderungen*". [**110**] Es wird demnach zu untersuchen sein, in welcher Weise die uns bekannte Structur diesen Anforderungen genügt, welche Constructionsprincipien dabei verwerthet sind und insbesondere, ob vielleicht, wie bei den Knochen, die gegebenen Eigenschaften des Materiales derart verwerthet sind,

Digitized by Google

die Construction mit dem Minimum an Material dem functionellen Bedürfniss Genüge leistet.

Für die ganze Construction müssen naturgemäss die Qualitäten des verwendeten Materiales von vornherein bestimmend sein. Das Stützmaterial der Flosse besteht aus Knochensubstanz und aus Bindegewebsfasern. Die **Knochensubstanz** hat Widerstandsfähigkeit nach allen Richtungen und für alle „Arten" möglicher Beanspruchung der Festigkeit: für Druck (Compression), Zug (Dehnung, Distraction) und Abscheerung. Unter Abscheerung, Scheerung oder Schub, versteht man die „Verschiebung" der Substanzschichten gegen einander „parallel" der Berührungsfläche resp. der Ausdehnung der Schichten, also Verschiebung derart, wie wenn man in einem Spiele Karten die einzelnen Blätter durch seitlichen Druck ihrer Fläche nach gegen einander verschiebt. Abscheerungsfestigkeit, Scheerfestigkeit oder Schubfestigkeit ist demnach der Widerstand, welchen ein Körper einer derartigen Verschiebung seiner Theile in parallelen Flächen gegen einander entgegenzusetzen vermag.

Da dem Knochengewebe die drei Grundqualitäten der Widerstandsfähigkeit zukommen, so folgt daraus, dass er auch den aus ihnen gemischten Beanspruchungen: der Biegung und Torsion Widerstand leisten kann. Wir wollen hier nicht auf die Structur der Wirbel (s. Nr. 9, S. 152) eingehen, sondern jeden Wirbel blos im Ganzen fungirend betrachten und ihm einen genügenden Grad von Festigkeit jeder Qualität und nach jeder Richtung des Raumes zuerkennen, welcher nöthig ist, um den gestellten Anforderungen zu entsprechen.

Das eigentliche Baumaterial der Flosse also ist das **faserige Bindegewebe**, welchem nach der einen Richtung hin blos Zugfestigkeit, nach den dazu senkrechten Richtungen blos Druckfestigkeit in constructiv verwendbarer Weise zukommt, während die Biegungsfestigkeit fast vollkommen fehlt.

Wie war es möglich, mit solchem „beschränkt widerstandsfähigen" Materiale ein Organ von „allseitiger" Widerstandsfähigkeit zu schaffen, in einer Weise, das es fest genug ist, um den grössten Wasserthieren die Erzeugung der

Digitized by Google

grössten Geschwindigkeit zu ermöglichen und dabei zugleich noch diese hohe Festigkeit mit Perioden hochgradiger Erschlaffung abwechseln zu lassen?

Es liegt auf der Hand, dass der „Wechsel der Festigkeit" nur durch Einführung von Muskelkräften hervorgebracht werden kann; und am einfachsten und sichersten musste in diesem Wechsel die nöthige Festigkeit zur rechten Zeit und an der rechten Stelle entstehen können, wenn die Erzeugung derselben von denjenigen Bedingungen, welche sie nöthig machen, abhängig ist; wenn also ein Princip der Selbsterzeugung des Nöthigen und [**111**] zugleich der Selbstregulation dabei thätig ist; in concreto also, wenn die die Locomotion bewirkenden und damit auch die locomotorischen „Widerstände" schaffenden Muskeln zugleich im Stande sind, die jeder Bewegungsphase nöthige „Widerstandsfähigkeit" der Flosse hervorzubringen. Es wäre schon ein grosser Nachtheil, wenn nur besondere Muskeln die Locomotion und besondere die Widerstandsfähigkeit besorgten; denn es würde einer wunderbaren Coordination der Innervationscentren beider Muskelgruppen bedürfen, um die beiden Organe immer in vollkommen einander entsprechender Weise zu innerviren, und es würden stets Lagen kommen, wo diese Harmonie nicht möglich oder überhaupt gestört wäre; das Thier würde dann unfähig sein, sein Haupt-Locomotions-Organ zweckmässig zu gebrauchen. Nur wenn die „beiden" Umstände durch „dieselbe" Kraft erzeugt werden, ist eine stetige Harmonie beider möglich. Aber welches Wunder der Construction setzt diese Möglichkeit voraus?

Wie können ferner die Muskeln, da sie blos Zugkräfte produciren, in jedem Momente ausser der Zugfestigkeit auch noch die Druck- und Abscheerungsfertigkeit erhöhen? Welches sind hierfür die constructiven Bedingungen?

Welche constructiven Vorbedingungen müssen weiterhin erfüllt sein, um überhaupt einen solchen Wechsel von Biegsamkeit und Festigkeit als möglich erscheinen zu lassen, so dass das Organ nicht wie ein Filz immer gleich widerstandsfähig ist und so zu der

Digitized by Google

locomotorisch nicht wirksamen Biegung, welche als Ausgangsstellung für die nachfolgende locomotorische Bewegung nöthig ist, schon ein gutes Theil von Muskelkraft durch Ueberwindung rein innerer, nicht für die Locomotion dienender Widerstände verbraucht?

Es wird fraglich erscheinen, ob sich überhaupt allen diesen Bedingungen gleichzeitig genügen lässt; wie aber soll dies mit einem so beschränkt widerstandsfähigen Materiale geschehen? Kann dabei auch noch, wie wir wünschten, an grösste Materialersparniss in der Construction und an möglichste Kraftersparniss im Betriebe gedacht werden? Und auf welche Weise wäre dies möglich?

Das sind die Fragen, deren Beantwortung uns jetzt obliegt. Aber vorher wird sich die Frage aufdrängen, ist ein solches Wunder constructiver Technik überhaupt möglich? Wohl! Seine Realisirung liegt vor uns. Wir haben den Bau bereits kennen gelernt, und es ist nur nöthig, ihn auch verstehen zu lernen.

Dem stehen im vorliegenden Falle mancherlei, zum Theil besondere Hindernisse entgegen, deren Beseitigung unsere Auseinandersetzung nothwendig zugleich in die Länge dehnen muss. Ein Mal erschwert die vollkommene innere Harmonie aller Einrichtungen, wie sie alles Organische charakterisirt, in einem so complicirten Organe wesentlich die Unterscheidung des Primären und Secundären. Ferner zeigt sich auch hier wie überall, wo alle durch die Verhältnisse gebotenen, theilweise rein zufälligen Chancen bis auf das Letzte ausgenutzt werden, *manche Bildung* [**112**] *„mehrfach bestimmt“*; und es bedarf einer Erkenntniss der Gründe dieser Identität der Folgen ganz verschiedener Ursachen, ehe eine richtige Würdigung gewonnen werden kann. Ausserdem ist die Elasticitätslehre nicht für so hochgradig deformirende Beanspruchungen, wie sie in unserem Falle vorkommen, und nicht für so aealotropes Material ausgebildet, sodass jeder angewandte Satz derselben erst auf seine Anwendbarkeit in unseren Verhältnissen zu prüfen sein wird; und manche neue Probleme ergeben sich, welche der exacten Behandlung mit den gegenwärtigen Mitteln der Analysis nicht zugänglich sind, sodass eine wenigstens das Principielle betreffende

Digitized by Google

Entscheidung vorausgenommen werden muss. Dies betrifft namentlich die Formen der Biegung von Platten, die nach „zwei" Richtungen in ihrer Dicke sich ändern. Zur Ableitung und zur Verständigung wurden hierbei aus der Hydro- und Electrodynamik die Begriffe der Kraftlinien und der Niveaulinien entlehnt. Vielleicht lassen sich theoretische Physiker herbei, einen Theil der bei dieser Gelegenheit sich stellenden neuen Aufgaben in Angriff zu nehmen. Endlich fehlt es an Vorbildern technischer Construction für unser eigenartig qualificirtes Material, sodass auch hierfür die Principien erst entwickelt werden müssen. Ich bitte daher meine Leser, sich durch die nothwendig etwas weite Ausdehnung der Erklärung von der Lectüre nicht abschrecken zu lassen; der mathematisch denkende Beobachter wird sich durch manches interessante, wenn auch blos im Fluge berührte oder blos angedeutete Problem angeregt finden.

Beantworten wir also zunächst die letztere der oben angeführten Fragen, sehen wir von den Veränderungen der Widerstandsfähigkeit der Flosse vor der Hand ab und erörtern blos die Fragen, ob überhaupt mit unserem blos zwei Arten der Widerstandsfähigkeit besitzenden Materiale die Hervorbringung „allartiger" Widerstandsfähigkeit möglich ist; und eventuell, wie die Construction sein müsste, um bei gegebener äusserer Gestalt der Flosse die nöthige Widerstandsfähigkeit mit dem Minimum an Material, oder mit dem verwendeten Material das Maximum an Leistung hervorzubringen, also um dem *Minimum-Maximum-Principe,* wie wir das Wesen derartiger im Organischen vielfach verwirklichter Einrichtungen zwar pleonastisch aber bezeichnend nennen wollen, zu genügen. Die Flosse werde dabei nur als in toto im Wasser bewegtes Organ betrachtet.

1. Für das Principielle der Hervorbringung allartiger und allseitiger Widerstandsfähigkeit durch unser Material müssen die Widerstandsqualitäten desselben zunächst noch etwas genauer erörtert werden. Als Hauptfestigkeit ist die Zugfestigkeit in Richtung der Fasern anzusehen. Sodann kommt die Druckfestigkeit in querer Richtung zur Faser, aber diese ist eine nur geringe, soweit sie von der Kittsubstanz abhängt. Bei stärkerer Beanspruchung wird

Digitized by Google

diese nachgeben, und die Fasern werden seitlich ausweichen. Dieses seitliche Ausweichen muss also durch andere Einrichtungen verhindert [**113**] werden, wenn eine höhere den Widerstandscoefficienten der Kittsubstanz übersteigende Beanspruchung der Druckfestigkeit der Primitivfibrillen möglich sein soll. Druckfestigkeit in der Längsrichtung der Fasern ist dagegen schon in Folge der fibrillären Gestalt überhaupt nicht verwendbar, denn lange dünne Fasern biegen sich bei der geringsten Belastung in der Längsrichtung; dies geht bei unserem Materiale so weit, dass z. B. die stärkste Sehne des Menschen, die Achillessehne aufrecht gehalten, nicht im Stande ist, auch nur ihr eigenes Gewicht zu tragen, sondern sich unter der Belastung desselben sofort umbiegt, während sie, auf Zug beansprucht, vielen Centnern widersteht (s. S. 187 Anm.). Ausser der Strebefestigkeit geht unserem Materiale aus demselben Grunde auch die Biegungsfestigkeit ab. Dagegen können die Fasern gleich einem Seile über eine Unterlage, z. B. über eine Rolle gespannt und dabei stark auf Zug beansprucht werden, denn auf diese Weise werden sie, ausser der Dehnung in der Längsrichtung, an der aufliegenden Stelle blos noch in dazu senkrechter Richtung, also im Querschnitt, comprimirt.

Diese Lösung der aufgeworfenen Principienfrage geschieht am verständlichsten zugleich mit der Lösung des concreten Falles. Danach wäre die nächst zu erörternde Frage die: wie muss die Construction im Einzelnen sein, um einem Gebilde von der Gestalt und Beanspruchung der Flosse diese Widerstandsfähigkeit und zwar mit dem Minimum an Material zu verleihen?

Für alle Festigkeitsconstructionen, welche dem *Minimum-Maximum-Principe* entsprechen sollen, müssen meiner Meinung nach *folgende Grundgesetze der Construction* aufgestellt werden:

Erstens: das verwendbare Material darf blos in den Richtungen seiner grössten Widerstandsfähigkeit „direct" (s. Nr. 9 S. 132 Anm.) beansprucht werden.

Zweitens, daraus folgernd: die Richtungen stärkster Widerstandsfähigkeit des verwendeten Materiales müssen

Digitized by Google

allerorts mit den Richtungen stärkster Beanspruchung zusammenfallen.

Drittens: das Material muss diesen Regeln entsprechend an den „Orten" stärkster Beanspruchung verwendet werden.

Diese Gesetze vor Augen ist es leicht, in allen Verhältnissen die Minimum-Maximum-Construction abzuleiten; es müssen ausser den Qualitäten des Materiales nur die Richtungen, bez. Oertlichkeiten stärkster Beanspruchung bei der betreffenden Function festgestellt werden. Dabei ist vorausgesetzt, dass es überhaupt Richtungen stärkster Beanspruchung giebt, dass also Prädilectionsbeanspruchungen vorkommen. Dies ist blos möglich, bei „bestimmtem", also beschränktem Gebrauche der construirten Gebilde. Ist das Gebilde für „diesen" Gebrauch nach obigen Principien construirt, dann wird es auch noch im Stande sein, innerhalb geringer Grenzen Beanspruchungen anderer Weise und anderer Richtungen zu genügen.

Welches sind nun die Richtungen stärkster Beanspruchung in unserem concreten Falle?

Diese hängen von der Gestalt des Gebildes und von dem [**114**] Gebrauche, welcher von demselben gemacht wird, ab. Die Gestalt ist uns bekannt; als Hauptgebrauch sei zunächst eine von dem Flossenstiele ausgehende gradlinige Bewegung der Flosse durch das Wasser, senkrecht zu ihrer Flächenausbreitung, abwechselnd nach entgegengesetzten Seiten angenommen. Dabei findet gleichsam eine gleichmässige Belastung aller Puncte der Oberfläche statt und die Beanspruchung geschieht auf Biegung.

Aber trotz der angenommenen Vereinfachung ist die Aufgabe für den ersten Versuch der Lösung noch zu complicirt, und es wird sich empfehlen, zunächst einen Körper einfacherer Gestalt mit „Biegungsfestigkeit" gegen die charakteristische Art der Beanspruchung aus unserem Materiale gemäss dem Minimum-Maximum-Principe herzustellen, z. B. eine *parallelepipedische Platte*. Dieselbe sei stark länglich, und von leicht vorstellbarer mittlerer Grösse und angemessener Dicke.

Digitized by Google

Sie sei durch Einspannen in einen wagrecht gestellten Schraubstock wagrecht und rein quer zu ihrer Längsrichtung, also zugleich symmetrisch fixirt und werde auf ihrer oberen Fläche durch eine überall gleich hohe Wasserschicht belastet. Die belastete Fläche und ihre Gegenfläche sollen als „*Oberflächen*", die beiden dazu rechtwinkeligen Längsflächen als „*Seitenflächen*" bezeichnet werden.

Die Biegung erfolgt dann bei der angegebenen Befestigungsweise und bei der gleichmässigen Belastung auf die Art, dass eine längs der Mitte der Oberfläche gezogene Linie bei der Biegung in der rechtwinkelig zur Oberfläche durch sie gelegten Ebene verbleibt; diese Ebene stellt demnach die „*Biegungsebene*" dar. Die soeben gezogene, und jede ihr parallele Substanzlinie unseres Körpers sind bei der charakterisirten Gestalt, Fixation und Belastung diejenigen Linien, [in denen die stärkste Biegung erfolgt, in denen die Biegungskräfte also am stärksten zur Wirkung gelangen; sie sollen daher als „*Biegungslinien*" *κατ' ἐξοχήν* oder] entsprechend ähnlichen Linien der Hydro- und Electrodynamik als „*Kraftlinien*" bezeichnet werden; die dazu rechtwinkeligen und gleichfalls der Oberfläche parallelen Linien, [welche selber nicht gebogen werden, sondern über welche gleichsam gebogen wird (s. S. 522)], seien entsprechend als „*Niveaulinien*" benannt[1]). Jede durch eine Niveaulinie rechtwinkelig zur Oberfläche gedachte Fläche heisse eine „*Niveaufläche*". Die Nothwendigkeit besonderer Nomenclatur und die Zweckmässigkeit derselben wird sofort einleuchten, sobald wir an die complicirteren Verhältnisse der Flosse herantreten.

Zur Veranschaulichung der Einzelheiten der Biegungsbeanspruchung stellen wir uns das beanspruchte Gebilde zunächst aus „Gummi" hergestellt vor. Jede Biegung bewirkt Beanspruchung aller oben genannten Grundqualitäten der Elasticität bez. Festigkeit, der Zug-, Druck- und Scheerfestigkeit; und jeder Beanspruchung wird durch unser Material in bestimmter Weise Genüge geleistet werden müssen.

Auf der convexen Seite der gebogenen Platte entsteht Zug in

[1]) Im Original wurden die „Niveaulinien" als „Biegungslinien" bezeichnet, was indess weniger passend erscheint.]

Digitized by Google

der Richtung der Biegungslinien, auf der concaven Seite Druck; und jede dieser Beanspruchungen nimmt von der betreffenden Oberfläche an nach innen ab, um [115] in der Mitte Null zu werden; die so ausgezeichnete mittlere Ebene, innerhalb deren weder Zug noch Druck bei der Biegung stattfindet, welche also, von der Abscheerung in ihr abgesehen, blos gebogen wird, heisst *„neutrale Fläche"*. Diese neutrale Fläche liegt bei unendlich kleinen Biegungen des Gummi in der Mitte, rückt aber bei endlichen Biegungen nach der convexen Seite, weil auf dieser durch die Dehnung Verdünnung, und auf der entgegengesetzten Seite durch die Compression Verdickung der Platte stattfindet. Die beiden letzteren entgegengesetzten Deformationen ergänzen sich derartig, dass die Dicke der Platte im Ganzen unverändert bleibt. Da aber jeder Zug das gezogene Gebilde am stärksten nach allen Richtungen der rechtwinkelig zur Zugrichtung stehenden Ebene zu verjüngen strebt, und umgekehrt jeder Druck das gedrückte Gebilde am stärksten nach allen Richtungen rechtwinkelig zur Druckrichtung zu verdicken strebt, so findet in der gebogenen Platte auf der Seite des Zuges auch eine Tendenz zur Verschmälerung, auf Seite des Druckes umgekehrt zur Verbreiterung statt, welche aber bei der relativ grossen Breite unseres Gummibandes und bei der gleichmässigen Belastung seiner ganzen Oberfläche nur in den Randpartien zur Geltung kommen kann und sich daselbst durch eine nach der Zugseite convergente Schrägstellung der Seitenflächen und durch sattelförmiges Aufbiegen der Oberfläche äussert; in den mittleren Partien, welche uns hier allein interessiren, aber entsteht keine derartige sichtbare Deformation.

Ausser dem Zug und Druck findet in der Platte durch die Biegung noch Abscheerung: „Verschiebung nebeneinanderliegender Substanzlamellen" nach allen Richtungen statt, [welche sich bei homogenem Material am stärksten in der neutralen Fläche, von ihr aus nach beiden Seiten abnehmend localisirt ist.] Wir zerlegen sie in Anpassung an das Specielle unseres Falles in eine Abscheerung zwischen parallel der Oberfläche gelegenen Schichten: „horizontale Abscheerung", und eine zwischen dazu senkrechten Lamellen: „verticale Abscheerung". Die horizontale Abscheerung entsteht in

Digitized by Google

Folge der Abnahme der Dehnung und Compression nach der neutralen Schichte zu: indem dadurch jede ihr nähere Substanzschicht weniger afficirt wird, bleibt sie kleiner oder grösser, als die nächst entferntere; und die Flächen müssen sich daher gegeneinander verschieben. Auf die Entstehung der verticalen Abscheerung wird späterhin eingegangen werden.

Dies ist in für unseren gegenwärtigen Zweck genügender Weise das Wesen der Beanspruchung bei der Biegung eines Stabes [1]). Wie ist nun diesen Beanspruchungen durch unser aealotropes und in „Fasern" geformtes Material zu genügen, und welche Aenderungen der Beanspruchung müssen dabei eintreten?

Dem bei der Biegung entstehenden Zug auf der convexen Seite muss Widerstand geleistet werden durch Fasern, welche in der Richtung des Zuges, also längs der Biegungslinien verlaufen; dann fallen die Richtungen grösster Zugfestigkeit des Materials und grössten Zuges zusammen.

Um dem Druck auf Seite der Concavität zu begegnen, müssen die Fasern, da ihnen blos in querer Richtung verwendbare Druckfestigkeit eigen ist, mit ihrer Länge quer durch das Ge- [**116**] bilde gelegt werden; dann werden sie durch den längsverlaufenden Druck in der Platte rein quer zusammengedrückt. Um dieser letzteren Bedingung zu entsprechen, ist indessen nicht erforderlich, dass die Fasern parallel den Niveaulinien verlaufen, sondern es genügt, wenn sie nur innerhalb der Niveauflächen liegen; da diese Flächen bei der Biegung nicht gebogen werden, so wird jede in irgend einer Richtung in ihr verlaufende Faser blos in querer Richtung, wenn auch nicht im ganzen Verlaufe gleich stark, gepresst, nicht aber gebogen. Es ergiebt sich indess ein wichtiger Unterschied in dem Typus der Structur sowohl wie in der Widerstandsfähigkeit, je nachdem die Druckfasern alle den Niveaulinien parallel oder innerhalb der Niveaufläche schräg verlaufen. In ersterem Falle können die Fasern bei gegebener Richtung im Einzelnen beliebig angeordnet sein, wie in ein Klaftermaass eingelegte Holzscheite. Sind aber Fasern darunter oder vorwiegend,

[1]) Weiteres siehe Nr. 9, S. 133.]

Digitized by Google

welche zwar auch innerhalb der Niveauflächen aber schräg in denselben verlaufen, so zerfällt damit das Druckpolster sofort in lauter den Niveauflächen entsprechende Lamellen. Da nun ersteres Verhalten blos einen einzigen Fall, letzteres aber alle anderen unendlich zahlreichen Fälle bei gleichem causalen Bedingtsein aller Einzelfälle darstellt, so wäre die Construction nach ersterem Principe eine überflüssige Selbstbeschränkung. Es bestehen zudem noch functionelle Gründe, welche die Anwesenheit mehr als einer Faserrichtung durchaus nöthig machen, und damit wird die den Niveauflächen entsprechende „Lamellenbildung" als der einzig mögliche Typus der Construction des Drucklagers bestimmt.

Diese Gründe sind folgende. Nehmen wir z. B. an, die Fasern verliefen alle in einer Richtung, z. B. parallel den Niveaulinien, so würde die bei der Compression in der Richtung des Druckes eintretende Abplattung der Faserbündel eine seitliche Verbreiterung aller Faserbündel unter Umordnung der einzelnen Fasern und unter Verbreiterung der einzelnen Fasern selber nach der Richtung der Dicke der Platte bewirken. Der Verbreiterung der einzelnen Fasern wird zwar Widerstand geleistet durch die Kittsubstanz der Primitivfibrillenbündel; aber da die Festigkeit dieser relativ gering ist, wird sie leicht überwunden werden; es ist daher nöthig, dass besondere Einrichtungen vorhanden sind, welche die Verbreiterung sowie die in die Breite Ordnung der Fasern zu verhindern vermögen und so, durch Gestattung einer höheren Beanspruchung der Druckfestigkeit der Primitivfibrillen, die Festigkeit des ganzen Druckpolsters erhöhen. Da das Intendirte eine Verdickung ist, also eine Vergrösserung des Durchmessers des Drucklagers, so wird ihr am besten durch andere Fasern widerstanden, welche in der Richtung dieser Verdickung gelegen sind. Diese Fasern müssen gleichfalls innerhalb der Niveauflächen verlaufen, denn bei jedem anderen Verlauf fände stets zugleich Biegung derselben statt; und sie müssen ausser-
[**117**] dem also rechtwinkelig zu dem vorhandenen Druckfasersystem stehen, da die Verbreiterung und in die Breite Ordnung der Fasern immer rechtwinkelig zu ihrer Länge erfolgt. Sind letztere Fasern,

Digitized by Google

wie angenommen, parallel den Niveaulinien, so müssen diese zweiten Fasern senkrecht zu den Oberflächen der Platte stehen. Diese Zugfasern werden nun aber, da sie in den Niveauflächen liegen, gleichfalls comprimirt; sie werden sich daher auch abplatten und verbreitern; und durch die Verbreiterung erhalten die rechtwinkelig zu ihnen stehenden Druckfasern auch ihrerseits eine Beanspruchung auf Zug. Somit werden beide Fasern in gleicher Weise beansprucht. Es ist daher das Naturgemässeste, dass sie auch beide gleiche Richtung zu den Oberflächen haben, also beide in Winkeln von 45° zu denselben stehen. Indessen, da die specielle Richtung jedes dieser beiden rechtwinkelig zu einander stehenden Druckpolster-Fasersysteme für die Druckfunction an sich nebensächlich ist, so werden vorkommende secundäre Nebenmomente, z. B. eine kleine Variation der Beanspruchung oder eine sonstige hinzukommende Beanspruchung leicht Veranlassung sein können, in bestimmter Weise von diesen indifferenten Richtungen abzuweichen, wodurch dann sofort ein längeres spitzwinkelig, bez. parallel zu den Oberflächen stehendes Fasersystem zu unterscheiden ist von einem kürzeren, in grösserem Winkel, bez. senkrecht zur Oberfläche stehenden.

Da die Druckfestigkeit der Primitivfibrillen erheblich geringer ist, als ihre Zugfestigkeit, so wird bei der Biegung unserer Platte die oberflächliche Zugfaserschicht um ein Geringeres ausgedehnt werden, als die Verkürzung des Druckpolsters durch Compression beträgt. Aus diesen Gründen ist es nöthig, dass das Druckpolster entsprechend dicker ist als die Zugfaserschicht, um durch grösseren Hebelarm die Compression und daher auch den Widerstand zu verstärken. Die neutrale Fläche kann also bei der Construction aus unserem Material nicht in der Mitte der Dicke liegen, sondern sie muss stark nach der Seite der grösseren Widerstandsfähigkeit, nach der Zugfaserschicht verschoben sein.

Findet abwechselnd Biegung auch nach der anderen Seite statt, so ist blos nöthig, dass auch die bisherige Druckseite auf der Oberfläche noch eine Zugfaserschicht erhält; das Druckpolster bedarf keiner Aenderung, es kann bei Biegung nach beiden Seiten fungiren.

Digitized by Google

Unser Gebilde ist in diesem Zustande, obgleich mit Zug- und Druckfestigkeit auf das Beste ausgestattet, doch noch nicht fähig, dieser Ausstattung entsprechenden Biegungswiderstand zu leisten, da nicht der dritten Art der bei Biegung eintretenden Beanspruchung, der „Abscheerung" Genüge geleistet ist. Von den für unseren Zweck unterschiedenen Hauptrichtungen der Abscheerung, der horizontalen und verticalen, ist letztere bei unserem Materiale, da auf jeder [**118**] senkrechten Lage eine verticale Belastung liegt, die primäre. Erst wenn, oder in dem Maasse als auch noch dieser verticalen Abscheerung begegnet wird, kann der durch eine typische Combination von Zug, Druck und Abscheerung charakterisirte Biegungsbeanspruchung widerstanden werden. Unser Modell, bis jetzt blos bestehend aus Zugschicht und rechtwinkelig ihr angefügten, von einander isolirten Drucklamellen ist gerade am wenigsten geeignet, dieser Art der Abscheerung zu begegnen; denn bei der Biegung werden sich die Lamellen gegeneinander verschieben, wie in Fig. 4 *A*. Dies wird bei der geringsten Dehnung der Zugschicht und bei der geringsten Compression der Drucklamellen eintreten, sodass keine von beiden Schichten nur annähernd voll beansprucht werden kann, indem der mechanische Apparat, so wie er jetzt ist, schon lange vorher nachgiebt und die Höhe der Drucklamellen, abgesehen von der, absolut gemessen, geringen Vergrösserung der Reibung bei grösserer Fläche, überhaupt nicht für die Widerstandsfähigkeit beansprucht wird. Es muss demnach diese Verschiebung der Lamellen gegen einander verhindert werden und zwar in Rücksicht auf unser Zugmaterial in einer Weise, dass blos Zugbeanspruchung dabei entsteht.

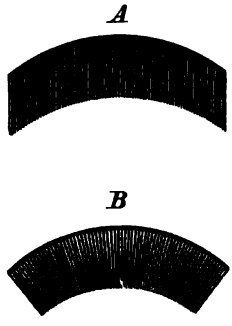


Fig. 4.

Um diese primäre verticale Abscheerung mit Zugwiderstand leistendem Materiale zu verhindern, müssen, wie im beschreibenden Theile schon erörtert, die Lamellen durch besondere „Abscheerungsfasern", welche parallel zwischen je zwei Lamellen verlaufen und sich mit jedem Ende an je eine der Platten ansetzen, verbunden werden. Wird dann

Digitized by Google

Abscheerung versucht in der Richtung dieser Fasern, so werden dieselben rein auf Zug beansprucht. Zwei gleich gerichtete, aber entgegengesetzt zwischen beiden Platten angeheftete solcher Fasern bilden ein „Abscheerungsfaserpaar," welches im Stande ist, entgegengesetzten Beanspruchungen längs ihres Verlaufes zu genügen. (Es wäre nun sehr umständlich, wenn für jede Verschiebungsrichtung innerhalb der Niveaufläche eine entsprechend gerichtete Faser nöthig wäre; dies ist aber nicht der Fall, vielmehr vermögen zwei sich kreuzende Faserpaare allen Beanspruchungsrichtungen innerhalb ihrer Ebene zu genügen, so dass durch zwei rechtwinkelig sich kreuzende Abscheerungs-Faserpaare Widerstand nach allen Richtungen geleistet werden kann.)

Erst durch die Einführung dieser Abscheerungsfasern in unsere Druck- und Zugconstruction ist eine vollkommene Biegungs-Construction mit unserem Materiale hergestellt, und es findet mit der Verhinderung der Abscheerung zwischen den Niveauflächen nunmehr fast vollkommene Umsetzung der „Biegungskräfte" in Zug und Druck statt.

[**119**] Aber es bleibt noch die Frage, wie bei dieser reinen Biegung der entstehenden horizontalen Abscheerung zu begegnen ist. Dies geschieht bezüglich der Zugfaserschicht am besten durch Befestigung besonders der Enden ihrer Fasern an der Druckschicht, wie wir dies an der Flosse vorgefunden haben. Für das Druckpolster dagegen ist diese Abscheerung in ihrem Wesen und in der Art ihrer Begegnung schwierig zu verstehen. Jede Lamelle wird von der Zugfaserschicht an gegen die concave Oberfläche hin immer stärker gepresst und dadurch nach der Concavität zu, unter entsprechend stärkerer seitlicher Compression zu einem Keile zugeschärft (s. Fig. 4 *B* auf S. 516). Die Compression jedes Querschnittes der Faser und die Art, wie ihr Widerstand geleistet wird, ist schon besprochen; gegenwärtig handelt es sich dagegen darum, was durch die stärkere Compression eines folgenden Querschnittes zwischen ihm und dem vorhergehenden stattfindet, und das ist die Tendenz einer Art Abquetschung. Von dieser giebt ein mit seinem einen Ende in den Schraubstock eingespannter Draht eine Vorstellung, nur dass hier der eine noch freie

Digitized by Google

Querschnitt des Drahtes gar nicht, der erste eingespannte Querschnitt aber sehr stark gedrückt und verbreitert ist. Das, was an der Uebergangsstelle zwischen diesem letzten nicht gedrückten und dem ersten direct vom Schraubstock gefassten und gedrückten Querschnitt stattfindet, entspricht dem, was, nur in geringerem Grade, mit unseren Primitivfibrillen-Bündeln vorgeht. Dabei wird ein Theil der Primitivfibrillen, welche das durch Kittsubstanz verbundene Primitivfibrillenbündel bilden, nach einwärts vom dickeren gegen den dünneren stärker gedrückten Querschnitt hingezogen, während gleichzeitig andere Primitivfibrillen von dem dickeren und daher schmaleren Fasertheile nach aussen an die Seite des dünner gedrückten und verbreiterteren Theiles gezogen werden; und dieser Zug vermehrt die Längsspannung der ohnehin schon gespannten Primitivfibrillen. Es findet dabei zugleich schiefe Verschiebung der Primitivfibrillen gegeneinander statt unter Ueberwindung des Widerstandes der Kittsubstanz. Die Abscheerung wird also umgesetzt in Zugbeanspruchung der Primitivfibrillen und in Druckbeanspruchung der Kittsubstanz, beides die specifischen Widerstandsqualitäten unseres Materiales. Es ist aber klar, dass diejenigen oben angegebenen Factoren, welche die Deformation, die Verbreiterung der einzelnen Bindegewebsfasern und der Faserbündel verhindern, damit auch schon diese Art der Abscheerung hemmen und ihr Widerstand leisten. Sie wird also auch zum Theil in Zug der rechtwinkelig zu den gedrückten stehenden Fasern umgesetzt; und erst, wenn diese nicht widerstehen, wird die eben charakterisirte specifische Abscheerungsbeanspruchung innerhalb der Primitivbündel stattfinden.

[**120**] Es ist schliesslich Eines noch zu erörtern, dass nämlich bei der verticalen Abscheerung die Lamellen der Höhe nach comprimirt werden, eine Art der Beanspruchung, gegen welche sie an sich keine Widerstandsfähigkeit besitzen. Die Beanspruchung scheint daher dem Principe der besten Construction zu widersprechen. Trotzdem ist es nicht der Fall, sofern nur diese Abscheerung blos dann stattfindet, wenn die Fasern sich im Zustande der Dehnung durch Quer-Compression befinden, und wenn diese Längsdehnung grösser bleibt als die Längscom-

Digitized by Google

pression bei der Abscheerung. Letzteres ist aber stets der Fall; denn in Folge der Anwesenheit der Längsfaserschicht und der Lamelle setzt sich die Belastung in Druck und Zug um, und dieser summirt sich gegen die Befestigungsstelle zu, so dass auf jede Lamelle die Summe des Zuwachsdruckes aller peripher davon gelegenen Lamellen wirkt; während sich die reine Abscheerung, wenn ihr nicht widerstanden wird, nicht summirt, in dem Maasse aber als ihr widerstanden wird, eben in Druck und Zug, welcher sich summirt, umgesetzt wird. So sind also alle Lamellen, mit Ausnahme der äussersten, stärker quer gedrückt und stärker nach der Höhe gedehnt, als durch die Abscheerung in der Höhe comprimirt; es kann daher bei unserer Beanspruchung kein positiver Druck in der Längsrichtung der Fasern entstehen.

Die jetzt deductiv entwickelte Biegungsconstruction, welche der Natur unseres Materiales durchaus angepasst ist, ist trotz der Mannigfaltigkeit ihrer Einzelfunctionen bei der Biegung, der vielfachen Beanspruchungen und Kräfteumsetzungen sehr einfach, bestehend blos aus einer äusseren Längsfaserschicht, senkrecht dazu stehenden Querlamellen, aus zwei zueinander senkrechten Fasersystemen und einer Verbindung der Lamellen durch ihnen parallele Fasern.

Soll auch einer Biegung nach der entgegengesetzten Seite begegnet werden, so ist, wie schon erwähnt, auf der bisherigen Druckseite, welche dabei zur convexen Zugseite wird, noch eine Zugfaserschicht nöthig; die Drucklamellen bedürfen keiner Aenderung und blos neue Abscheerungsfasern zwischen ihnen sind für die neue, der früheren entgegengesetzten Abscheerungsrichtung einzufügen, womit die „Faserpaare" hergestellt werden.

Ist es weiterhin wünschenswerth, dass zeitweilig das Gebilde der Biegung nicht widerstehen, sondern ihr möglichst leicht nachgehen soll, so ist dies mit der vorhandenen Construction ungemein leicht und vollkommen möglich. Da vollkommene Functionstheilung stattgefunden hat, indem für jede wesentliche Art der Beanspruchung ein besonderes Fasersystem vorhanden ist, zur Widerstandsfähigkeit aber die gleichzeitige Wirkung aller drei Fasersysteme unerlässlich nöthig ist, so braucht jetzt nur eines der

Digitized by Google

Fasersysteme entspannt zu werden, um das ganze Gebilde leicht biegsam zu machen. Am leichtesten wird diese Entspannung und zugleich ein Wechsel mit hoher Anspannung bei dem äusseren „Zugfasersystem" möglich sein, weil [**121**] durch Muskeln in ihm leicht beide Zustände hervorgebracht werden können. Dagegen würde es nicht möglich sein, die Fasern der Niveaulamellen bald für Compression nachgiebig, bald widerstandsfähig zu machen. Daher ist blos erforderlich, dass die „Zugfasern" nach einer Seite hin veränderlich befestigt sind. Kommt unter diesen Umständen die entwickelte „Festigkeitsconstruction" für die Biegung nur in umgekehrtem Sinne als bisher erörtert wurde, also mit Nachgeben gegen die Biegungstendenz zur Geltung, so tritt sie dafür bei der Streckung, äusseren Widerstand überwindend, in Thätigkeit, und zwar letzteres in genau derselben Weise, wie bei dem Biegungswiderstand, nur dass der Deformationsprocess umgekehrt verläuft. An Stelle der Biegung durch senkrechte Belastung der Oberfläche, welche Biegungs-Zug, -Druck und -Abscheerung bewirkt, entsteht jetzt durch den gegebenen activen Zug, durch Muskelthätigkeit, unter Ueberwindung der rechtwinkelig zur Oberfläche wirkenden Belastung, die Streckung. Die Beanspruchung in jedem Momente ist dabei in dem Zugfaserlager, in den Drucklamellen und in den Abscheerungsfasern zwischen denselben ganz dieselbe.

Uebersicht der Construction unseres parallelepipedischen Modells: Es ist im Vorstehenden somit ein Gebilde von einfacher Gestalt construirt worden, welches mit unserem Materiale auf die zweckmässigste Weise sowohl Biegungswiderstand bei bestimmt-gerichteter Biegungsbeanspruchung zu leisten, als auch der Biegung möglichst leicht nachzugeben und danach durch Einführung einer einzigen Art von Zugkräften die Streckung unter Ueberwindung von äusseren bestimmten Widerständen zu vollbringen vermag. Dabei werden die Fasern immer blos in den Richtungen und Arten ihrer grössten Widerstandsfähigkeit beansprucht. Das Allgemeine dieser Construction besteht darin, dass zunächst eine vollkommene Trennung von Zug- und Druckfaserlager eintreten musste, da die

Digitized by Google

entsprechenden Fähigkeiten dem Material nur in von einander verschiedenen, in specie senkrecht zu einander stehenden Richtungen zukommen, und daher das Material für diese beiden Functionen senkrecht zu einander geordnet sein muss. Die Zugfasern müssen in den Richtungen der Biegungslinien liegen und bei den alternirenden Beanspruchungsrichtungen müssen sie zwei, die mittlere Druckschicht einschliessende Lager bilden. Die Fasern der letzteren Schicht formiren rechtwinkelig zu den Oberflächen und zu den Biegungslinien stehende, also den Niveauflächen folgende Lamellen aus zwei wiederum recht- [122] winkelig zu einander stehenden Fasersystemen; diese Lamellen werden durch Abscheerungsfaserpaare mit einander verbunden.

Wenn nun zur *Construction eines complicirt geformten Gebildes von der Gestalt unserer Flosse* übergegangen werden soll, um ihm gegen dieselbe Beanspruchung durch gleichmässige Belastung der ganzen Oberfläche die Biegungsfestigkeit zu verleihen, so sind zuerst die Abweichungen der Verhältnisse der Flosse von denen des Modells festzustellen. Die Flosse ist zunächst nicht allenthalben gleich dick, wie unsere Platte, sondern nimmt nach aussen und hinten an Dicke ab; dann ist auch der Umriss nicht rechteckig, die grösste Ausdehnung steht nicht rechtwinkelig zur Befestigungsstelle; und die Befestigungsstelle selber, das Axenscelet, ist nicht in ganzer Länge starr, sondern ist erheblich, und zwar nach hinten zunehmend, biegsam.

Alle diese Momente müssen darauf geprüft werden, ob und welche Abweichung sie in der Structur nöthig machen. Aber es muss als selbstverständlich vorausgeschickt werden, dass die allgemeinen Charaktere der Biegungsconstruction aus unserem Material, welche oben ausführlich entwickelt und soeben kurz zusammengefast worden sind, allerorts gewahrt bleiben müssen, da die Charaktere dieser Beanspruchung hier wie dort die gleichen sind.

In welcher Weise nun müssen die angedeuteten besonderen Gestaltverhältnisse bei der Structur der Flosse zur Geltung kommen?

Um denselben Gang in der Untersuchung einzuschlagen, wie bei der Construction des Modelles, so wäre zunächst festzustellen,

Digitized by Google

welche Richtung die Biegungslinien, also die Zugfasern, haben müssen. Nehmen wir wieder gleichmässige Belastung der Flossenoberfläche oder entsprechende Fortbewegung der Flosse im Wasser rechtwinkelig zu ihrer Oberfläche an, so ist festzustellen, in welchen Richtungen die Biegung stattfinden wird, also wie die Biegungsflächen und damit zugleich die rechtwinkelig zu ihnen orientirten Niveauflächen verlaufen müssen. Bei dem parallelepipedischen Modell musste die Biegung in Ebenen parallel der Längsmittelebene erfolgen, da dasselbe von der Mittelebene aus symmetrisch gebildet, befestigt und beansprucht war. Das ist hier in keiner Weise der Fall; nach der Gestalt des Flossenflügels kann es keine Mittelebene desselben geben; daher kann auch die Belastung nicht symmetrisch vertheilt sein und bei der wechselnden Dicke muss die Unterstützung eine durchaus ungleiche sein.

Es wäre eitel eine exact mathematische Lösung dieser Probleme auch nur zu versuchen, da mit den gegenwärtigen Mitteln der höheren Analysis ungleich einfachere Aufgaben schon sich als unangreifbar erwiesen haben. Zudem müsste für einen solchen Zweck erst die complicirte Form des Umrisses der Flossé zugleich mit der Dicke auf eine mathematische Formel gebracht werden und die Biegungscoefficienten für die verschiedenen Stellen genau festgestellt sein, was alles schon die Grenzen der Möglichkeit über- [**123**] schreitet. Muss so auf eine mathematische und damit auf eine quantitativ exacte Lösung [durch fremde fachmännische Hülfe] verzichtet werden, so sind wir doch dadurch noch nicht vollkommen hülflos, sondern vermögen wenigstens das Qualitative, die allgemeinen Charaktere der nöthigen Aenderungen auf andere Weise zu ermitteln.

Es ist klar, dass die Linien stärkster Biegung alle von der Befestigungsstelle aus in die Flosse sich verbreiten müssen; aber das Genauere des Verlaufes jeder Linie ist nicht leicht abzuleiten, schwerer als der Verlauf der rechtwinkelig dazu stehenden Niveaulinien, also derjenigen Linien, „über" welche gleichsam die Biegung stattfindet, welche aber selber „ungebogen" bleiben.

Durch jeden Punct der Flosse können unendlich viele gekrümmte Linien gezogen werden, welche immer denselben lateralen Flächen-

Digitized by Google

raum der Flosse nach innen abgrenzen, aber nur Eine Linie grenzt den peripheren Raum derartig ab, dass die Biegung durch die gleich vertheilte Belastung ein Maximum, der Biegungswiderstand also ein Minimum ist; und nur „über" den Verlauf „dieser" Linie kann, zufolge Maupertuis' Principe der kleinsten Action, die Biegung stattfinden. Diese Linie, über welche die stärkste Biegung stattfindet, ist aber identisch mit unserer Niveaulinie, welche selber ungebogen bleibt; und wir hätten so eine einfachere Methode gefunden, diese Linien zu ermitteln; denn es braucht nur das Differential der bestimmenden Function gleich Null gesetzt zu werden. Aber auch diese an sich einfache Methode würde gleichwohl unter den hier vorliegenden complicirten Formverhältnissen zu einer nicht zu bewältigenden Complicirtheit des Ausdruckes führen, sodass wir selbst nicht zu dem Ziele gelangen würden, wenn die Gestalt der Flosse schon auf einen mathematischen Ausdruck gebracht wäre und die Coefficienten ermittelt wären. Trotzdem wird uns die Methode der Bestimmung der Linien geringsten Biegungswiderstandes wenigstens dem gewünschten Ziele nähern, indem wir durch directe Ueberlegung im Stande sein werden, die Charaktere des Verlaufes dieser Linien für verschiedene Theile der Flosse zu bestimmen.

Für den Verlauf der Linien stärkster Biegung oder geringsten Biegungswiderstandes müssen bestimmend sein die Stellung des Gebildes zur festen Anheftungsstelle, die Dickenänderungen desselben, die speciellere Gestalt des Umrisses der Platte und schliesslich die eventuelle Biegsamkeit auch des Befestigungsorganes, der Wirbelsäule und in diesem Falle noch das Verhältniss der Biegungscoefficienten der Platte und der Axe.

Nehmen wir zunächst an, die Flossenaxe wäre vollkommen starr und die Flossenflügel ständen rechtwinkelig zu ihr und nähmen blos von innen nach aussen an Dicke ab. Dann würde, wie in dem obigen Gummimodell, die Biegung durch die gleichmässigen Belastungskräfte rechtwinkelig zur Axe geschehen und also die Niveaulinien der Axe parallel sein, somit quer das Organ durchziehen. [**124**] Stehen die Flossenflügel, wie in unserem

Digitized by Google

Falle, schief zur festen Axe, so wird die quere Stellung der Niveaulinien zur Längsausdehnung des Flügels im äusseren Theile desselben nicht geändert; erst von der Stelle an, wo die Niveaulinien die starre Axe schneiden müssten, wird eine Aenderung ihres Verlaufes eintreten, und zwar werden alle Niveaulinien des übrigen mittleren dreieckigen Stückes gegen den hinteren Endpunct der Wirbelsäule convergiren müssen. Doch genau genommen würde dies in vollkommener Weise nur bei einer sehr dünnen gebogenen Platte, wie sie durch ein Blatt Papier veranschaulicht wird, stattfinden; bei einer Platte von grösserer Dicke entsteht gegen die Spitze der Wirbelsäule hin bei der Convergenz der Biegungslinien ein grösserer Widerstand, welcher die Richtung derselben derart ablenkt, dass sie erst in ihrer Verlängerung die Richtung der Axe kreuzen.

Ist weiterhin die Flosse nicht blos nach aussen dünner, sondern nimmt sie auch nach hinten an Dicke ab, so ist damit ein sehr gewichtiges abänderndes Moment für die Niveaulinien gegeben; denn die Linien geringsten Widerstandes können jetzt nicht mehr rechtwinkelig zur Längsausdehnung des Organes stehen, wie vorher, wo die Linien geringsten Widerstandes zugleich die kürzesten Durchmesser der Fläche des Organes durch jeden gegebenen Punct darstellten, sodass von zwei Momenten jedes dieselben Linien hervorbrachte. Ist aber durch gleichmässige Belastung der ganzen Fläche durch oben aufgelegte oder unten angehängte Gewichte eine Platte zu biegen, welche ausser in ihrer Längenausdehnung auch noch in der dazu rechtwinkeligen Richtung an Dicke stetig abnimmt, so besteht nicht mehr Gleichgewicht auf beiden Hälften der Platte von der Längsmittellinie, da bei gleicher Belastung auf beiden Seiten, auf der dünneren Seite der Widerstand geringer ist. Daher wird die Platte jetzt schief gebogen und die Linien geringsten Widerstandes stehen schief zur Längsaxe und zwar um so schiefer, je rascher die Dickenabnahme erfolgt. Die Linie grösster Dicke ist an der Flosse die punctirte Längslinie der Fig. 1 auf Taf. II; also von dieser Linie aus müssen die Niveaulinien statt rechtwinkelig zu derselben zu verlaufen, mehr gegen die Wirbelaxe hin sich neigen. Ist die Dickenabnahme eine gleichmässige, also der Durchschnitt ein von geraden Linien

Digitized by Google

begrenzter Theil, so bleiben die Niveaulinien noch gerade; findet aber die Abnahme erst langsam, dann rascher statt, wie in unserem Organ, so müssen auch die Niveaulinien anfangs weniger dann mehr sich ablenken, also einen gebogenen Verlauf erhalten. Da die Flosse auch nach vorn von der dicksten Stelle dünner wird, so findet auch hier eine entsprechende Ablenkung der Niveaulinien statt. Wir erhalten also gebogene Niveaulinien mit der Concavität axialwärts. Dabei ist bis jetzt aber nicht bedacht, dass die Flossenränder nicht parallel der dicksten Linie verlaufen, sondern schräg dazu stehen. In Folge dieses Umstandes werden, wie leicht ersichtlich, wenn man die Flosse parallel des dicksten [**125**] Durchschnittes in lauter 1 cm breite Streifen sich zerschnitten denkt, die diesem Schnitt abgewendeten und zugleich dünneren Seiten auch die kürzeren, also weniger belasteten sein. Dies Moment wird den Einfluss des Dünnerwerdens etwas vermindern und die Niveaulinien etwas strecken. So betheiligt sich also ausser der Dicke noch die Gestalt des Umrisses an der Bestimmung der Niveaulinien.

Bisher hatten wir immer die Axe als starr angenommen; ist dies nicht der Fall, sondern ist auch sie biegsam, so werden die Niveaulinien im Bereich des von den Wirbeln beeinflussten mittleren Theiles der Flosse, nicht an der Spitze desselben endigen, sondern durch die Wirbelsäule hindurch gehen. In welcher Weise dies geschehen muss, lässt sich folgendermaassen construiren. Wenn die Biegsamkeit blos von der Wirbelsäule abhinge, so würden, da die Flosse symmetrisch zur Wirbelsäule entwickelt ist, die Niveaulinien einfach quer durch die Axe hindurchgehen. Aber in Folge der bisher geschilderten Eigenbiegsamkeit der Flossenflügel müssen sich die beiden zugleich eintretenden Biegungsmomente zu Resultanten vereinigen. Diese Resultanten findet man, wenn man in einem Schema zu den vorigen noch die neuen rechtwinkelig zur Wirbelsäule stehenden Linien einzeichnet und bei der Beurtheilung der Grösse dieser, den Richtungen nach gegebenen Componenten folgende Umstände berücksichtigt: Erstens, dass an dem ganzen hinter dem Ende der Wirbelsäule gelegenen Abschnitt der Flosse die Biegung gar nicht von den Wirbeln abhängt, sondern rein in dem Flossenmaterial sich voll-

Digitized by Google

zieht, wie an den Seitentheilen. Zweitens, dass die Biegsamkeit der Wirbelsäule und daher auch ihre wirksame Componente sehr rasch von hinten nach vorn abnimmt. Andererseits ist aber nicht zu übersehen, dass für die Biegung der Axe die beiden Flossenflügel zumeist gemeinsam wirken, so dass jeder Flügel eigentlich blos die ihm entsprechende Hälfte der Wirbelsäule zu biegen hat. Da ausserdem noch die Biegsamkeit der Flossenflügel, wie das Experiment zeigt, dicht neben der Wirbelsäule nur sehr gering ist, so nimmt die Biegung über eine quere Niveaulinie im Verhältniss zur seitlichen Abbiegung der Flossenflügel an und neben der Wirbelsäule nach vorn zu, sie überwiegt daselbst nach vorn immer mehr über letztere, so dass die Resultanten nach vorn zu immer mehr quer ausfallen, also gegen die Wirbelsäule divergiren, bis schliesslich dicht vor der Flosse die rein quere Richtung erreicht ist, welche dann am Flossenstiel naturgemäss die bleibende ist.

Durch diese Deduction haben wir Linien kennen gelernt, welche in ihren Charakteren mit denen des Verlaufes der Lamellen unserer Flosse übereinstimmen (s. Taf. II Fig. 3). Die Theile all' dieser gebogenen Linien waren Stellen „stärkster Biegung" in der Richtung rechtwinkelig zu ihnen; und was für die Theile gilt, muss [**126**] auch für das Ganze gelten; daher muss jede solche Linie eine Linie sein, über welche stärkere Abbiegung erfolgt, als über irgend eine andere Linie, die einen Punct mit ihr gemein hat.

Wenn nun die abgeleiteten Niveaulinien mit den in der Flosse vorhandenen Richtungen der Druckplatten übereinstimmen, so müssen auch die rechtwinkelig dazu stehenden theoretischen Biegungslinien mit den Richtungen der Zugfasern übereinstimmen, da die Zugfasern diese Bedingung rechtwinkeliger Stellung zu den Druckplatten erfüllen.

Damit sind die Details der Biegungsconstruction, welche die besondere Gestalt des Umrisses und die Dickenverhältnisse der Flosse, ferner die schiefe Befestigung an der Axe und die Biegsamkeit der letzteren nöthig machten, als realisirt erkannt worden, und die eigenthümlichen Biegungen der beiden Hauptfasersysteme haben ihre functionelle Erklärung gefunden.

Digitized by Google

Wenn wir uns nun noch der gemachten und der Wirklichkeit widersprechenden Beschränkung, dass die Flosse nur mit sich selber parallel rechtwinkelig zu ihrer Oberfläche im Wasser bewegt werde, entledigen wollen, so ist daran zu denken, dass die Niveaulinien keine Aenderung erfahren können, sofern die von innen nach aussen zunehmende Beanspruchung proportional der Länge der Radien erfolgt. Dies hat darin seinen Grund, dass die Radien schon in Länge und Richtung an die aus Gestalt, Dicke, Elasticität und Befestigung der Flosse resultirenden Biegungsbeanspruchung vollkommen angepasst sind, und dass somit alle Durchschnitte der Kraftlinien durch eine Niveaulinie in proportionaler Weise beansprucht werden; und diese proportionale Beanspruchung erstreckt sich von der Peripherie der Flosse bis zur Axe. Daher kann die Proportionalität auch nicht gestört werden, wenn jetzt proportional in umgekehrter Richtung, von innen nach aussen die Beanspruchung jedes ganzen Radius sich steigert, wie es bei Drehung der starren Flosse um irgend eine vor der Flosse gelegene Axe stattfindet. Aber auch dies schliesst noch eine überflüssige Beschränkung ein, denn es genügt schon unserer Bedingung, wenn bei jeder Bewegung der Flosse im Ganzen die Formveränderung nur durch die von der Bewegung selbst (im Wasser) erzeugten Widerstände hervorgebracht wird, wie es ja nach unserer früher gegebenen Ableitung des Gebrauches der Flosse, wonach die Biegung derselben vorzugsweise auf diese Weise entsteht, geschieht. Damit nun auch während der Streckung der gebogenen Flosse diese Verhältnisse sich nicht ändern, wäre nöthig, dass die Streckung gleichzeitig in allen Niveaulinien [**127**] oder successive von innen und vorn nach aussen und hinten über die Niveaulinien, aber gleichzeitig in allen Theilen jeder Niveaulinie stattfindet. Das ist nun, wie aus dem gröberen Baue hervorging, nicht gut möglich; sondern sofern die Streckung durch eine von vorn nach hinten ablaufende Streckungswelle geschieht, so werden die Radien der Reihe nach von vorn nach hinten gestreckt und damit, wie Fig. 3 Taf. II erkennen lässt, im Verlauf der Niveaulinien von ihrem vorderen Ende nach dem hinteren hin eine successive Beanspruchung bewirkt. Wir sind nicht im Stande, die Innervationsfolge der Flossenmuskeln genau zu beurtheilen; es mag denkbar erscheinen, dass die einzelnen Radien

Digitized by Google

successive von innen nach aussen gespannt werden und dass zugleich die Streckungswelle so von vorn nach hinten verlaufe, dass wirklich die Druckplatten successive, jede aber immer in allen Theilen gleichzeitig angespannt werden. Nützlich für die Locomotion wäre dies indessen nicht; auch scheinen die anatomischen Verhältnisse jeder Sehnenschale eine derartige isolirte Bewegung der einzelnen Fasern jedes Radialbündels auszuschliessen.

Erfolgt aber die Streckung nicht an allen Stellen jeder Niveaulinie zugleich, so findet dabei auch andere Beanspruchung statt und entsprechende Structur wird nöthig. Wir kommen damit zu nöthigen Abweichungen von der bisher erörterten reinen Biegungsconstruction; ehe wir indessen auf diese eingehen, sollen noch einige anatomische Beweise für die Richtigkeit unserer bisherigen Deductionen, insbesondere für die Coincidenz der Richtung der gebogenen Lamellen mit dem theoretisch entwickelten Verlaufe der Niveaulinien beigebracht werden.

Für die Richtigkeit spricht einmal der Versuch der Biegung, indem bei auch nur ganz annähernd gleichmässiger Vertheilung der Belastung durch die Finger der Hand stets Falten entstehen, welche diesen Linien folgen, so dass letztere als die prädisponirten Niveaulinien sich darstellen. Dies erhält Bestätigung dadurch, dass die oben erwähnten stabilen Biegungsfalten der Haut, soweit solche vorhanden sind, in denselben Richtungen verlaufen (vgl. die entsprechenden Linien der Figuren 3 u. 5 auf Taf. II); und auch die Ordnung der Cutispapillen in Reihen, welche diesen Linien entsprechen, wird sich bei der unverschiebbar festen Anheftung der Cutis und der daraus resultirenden constanten Uebereinstimmung der Compression der Cutis mit der Druckschicht am besten in diesem Sinne als eine Anpassung an die constanten Compressionsrichtungen auffassen lassen. Die Berechtigung dieser Auffassung wird noch wesentlich dadurch verstärkt, dass, wie hier noch zur Beschreibung (von Seite 490) hinzugefügt werden soll, ausser der Anordnung der Papillen in diese Reihen auch die einzelnen Papillen selber in Richtung derselben viel breiter und in

Digitized by Google

dazu rechtwinkeliger Richtung sehr stark abgeplattet sind. Schliesslich darf auch der entsprechende Verlauf der Fasern der Cutis in diesem Sinne gedeutet werden, wenn schon ihm auch noch eine besondere accessorische [**128**] functionelle Bedeutung zuzuerkennen ist, auf welche im Folgenden eingegangen werden wird.

Auch zur reinen Biegungsconstruction fehlt noch ein Widerstandsmoment, nämlich die vollkommene Befestigung an der Wirbelsäule. Eine Befestigungsweise haben wir bereits in den Radiärfasern kennen gelernt; indem diese Fasern von vorn und median nach hinten und lateral verlaufen, befestigen sie die Flosse zugleich in dieser Richtung gegen die Axe. Aber damit allein würde die Flosse blos einen nicht zu dirigirenden Anhang der Wirbelsäule darstellen, denn bei dem Rückstoss würde das Gebilde sich fast widerstandslos nach vorn biegen; um diesen Rückstoss von der Flosse auf die Axe und damit auf das ganze Thier zum Zwecke der Propulsion zu übertragen, ist ein sehr kräftig entwickeltes Fasersystem nöthig, welches von der Wirbelsäule aus von hinten her in die Flosse gegen den vorderen Rand hin einstrahlt und sie so fest nach hinten befestigt. Dies geschieht durch die Fasern des „gebogenen" Fasersystemes, deren eigentliche Bedeutung wir hiermit kennen lernen. Es wird aber auffallen, dass Fasern mit derartiger Function, durch welche sie in Längsrichtung gespannt werden, nicht gerade, sondern gebogen verlaufen und so bei der Function selber aus der Biegung gestreckt, also in ihrer schwächsten Widerstandsfähigkeit beansprucht werden. Diese Auffassung ist indess nicht zutreffend, denn die Fasern sind nicht frei gebogen, sondern über feste Polster gespannt, wie ein über einen Balken gebogenes und gezogenes Seil, wobei die Biegungsfestigkeit nicht beansprucht wird. Man könnte weiterhin zweifeln, dass diese gebogenen Richtungen die Richtungen grössten Zuges seien, so dass bei diesem Verlauf keine Minimum-Maximumleistung erreicht werde. Auch dies ist nicht richtig. Denkt man sich z. B. eine gerade Faser von dem Ende der Wirbelsäule seitlich nach dem äusseren Drittel des vorderen Randes gezogen, so steht sie fast senkrecht zur Wirbelaxe, da aber der Rückstoss nachher auf die Axe übertragen werden soll, parallel derselben gerichtet ist, so steht er auch senkrecht zu der Faser,

Digitized by Google

welche ihn übertragen soll; daher ist bei dieser Stellung eine Uebertragung nicht möglich. Geeignete Fasern müssen also nach Möglichkeit parallel derselben verlaufen, schliesslich aber doch an dieselbe hinten herantreten und daher eine entsprechende Biegung machen, welche am besten allmählich bewirkt wird. Nur die Fasern, welche in den vorderen, der Axe nächstgelegenen Theil der Flosse treten, sind geeignet, auch bei geradem Verlauf diesen Zug zu übertragen, indem die gerade Verbindung ihres Endpunctes am vorderen Rande und ihres Ursprunges am hinteren Theile der Wirbelsäule nur einen geringen Winkel mit der Axe bildet. Wir übergehen der Kürze halber die einfache mathematische Begründung dieser Darlegung. Mit dem Gesagten ist aber noch nicht begründet, warum diese „Befestigungsfasern" gerade vollkommen mit den eigen-[129]thümlichen und aus ganz anderen Ursachen folgenden Richtungen der Biegungslinien zusammenfallen. Hierfür bestehen zwei Gründe, von denen jeder für sich allein ausreichend wäre, diese Identität des Verlaufes zu bewirken. Ein Mal müssen die gebogenen Fasern über ein möglichst festes Polster gespannt sein, denn nur in diesem Falle können sie möglichst stark und möglichst rein auf Zug beansprucht werden. Das Druckpolster wird bei der Biegung durch die Compression in Richtung der radiären Biegungslinien gefestigt und sucht demnach in dazu rechtwinkeliger Richtung auszuweichen. Verlaufen in diesen letzteren Richtungen Fasern, so werden sie durch diese Ausweichungstendenz gespannt; geben sie aber nicht nach, so festigen sie rückwirkend wiederum das Polster, über welches sie gespannt sind und können daher ihrerseits wieder in vollkommener Weise einem anderen Zug, welcher die Biegung zu strecken sucht, widerstehen. Zweitens aber würden sie bei anderer Verlaufsrichtung, wobei sie also schräg zu den Lamellen stehen und durch dieselben hindurch gehen müssten, bei der Compression der mittleren Schicht entspannt werden; dies folgt daraus, dass der Druck in dieser Schicht nur rechtwinkelig zu den Lamellen wirkt und daher jede schief zur Lamelle stehende Faser nach dem Maasse dieser Richtungsabweichung zugleich in ihrer Länge comprimirt also entspannt wird. Dies sind die Gründe, welche bewirken, dass die hinteren Befestigungsfasern der

Digitized by Google

Flosse vollkommen zwischen die gebogenen Drucklamellen sich einfügen müssen, um rein und möglichst stark auf Zug beansprucht zu werden.

Diese besondere Function ist die Ursache, warum wir diese Fasern als ein besonderes System unterschieden haben, obgleich sie in ihrem hinteren Theile nicht isolirt sind, sondern daselbst integrirende Bestandtheile des Lamellenverbandes als solchen in seiner specifischen Function bilden. Dies letztere Verhalten erklärt sich folgendermaassen. Haben diese hinteren Befestigungsfasern den Verlauf zwischen den gebogenen Lamellen, so werden sie gleich diesen gedrückt, dienen unfreiwillig als Druckpolster. Da sie am hinteren und medialen Theil der Flosse in Folge der Bewegung der Fasern aus der ganzen Flosse gegen das hintere Ende der Wirbelsäule hin, sehr dicht gelagert sind, so werden sie hier in einem wesentlichen Grade der Druckwiderstandsfunction dienen und daher die in ihre Richtung fallende Componente der weiter vorn in den gebogenen Lamellen sich findenden schrägen Fasern hier überflüssig machen; daher sind hier als weitere Fasern nur noch senkrecht zu den Längsfasern stehende kurze Fasern nöthig. Damit haben wir sowohl die Einordnung der gebogenen Befestigungsfasern in die gebogenen Lamellen functionell erklärt, als auch zugleich einen ersten bestimmenden Grund für die Wahl einer bestimmten Faserrichtung innerhalb der Drucklamellen erhalten. Denn wie vorn entwickelt worden ist, ist die Faserrichtung innerhalb dieser Lamellen für ihre Function, Druckwiderstand zu leisten, gleichgültig, wenn nur zwei [130] rechtwinkelig zu einander stehende Systeme vorhanden sind. Die bestimmenden Momente für die weiteren vorgefundenen typischen Faserverlaufsverhältnisse schliessen sich hier angemessen an, da sie aus den oben bereits angedeuteten Abweichungen von der reinen Biegungsbeanspruchung resp. von der Umkehr derselben hervorgehen.

Die Streckung der über die geschilderten Niveaulinien abgebogenen Flosse ist, wie dargelegt, nicht wohl in allen Puncten einer Niveaulinie zugleich möglich, wodurch allein längs dieser Linie keine Krafteinwirkung stattfinden, also diese Linie functionell eine reine Niveaulinie darstellen würde. Wenn aber die von vorn nach hinten über die gebogene Flosse ablaufende Streckungswelle die vorderen Theile

Digitized by Google

jeder Niveaulinie durch Anziehung der vorderen Radien nach vorn und in die Transversalebene zurückzieht, während die hinteren Theile derselben mit dem entsprechenden Flossentheil noch rückwärts gebogen sind, so muss unter diesen Umständen nothwendig auch ein Zug längs der Niveaulinien selber, eine Biegung der gebogenen Lamellen über die Kante mit activem Biegungszug stattfinden. Da Biegungszug immer an der Oberfläche am stärksten ist, so sind damit auch für die über die Kante gebogenen Drucklamellen, welche ja längs der Niveaulinien verlaufen, an der Oberfläche Zugfasern nöthig; so erklärt es sich, dass die schrägen Fasern der Lamellen gegen die den beiden Flossenoberflächen zugewendeten Seitenkanten hin immer in eine der Kante parallele Richtung umbiegen und so der Kante Festigkeit gegen den Biegungszug verleihen. Am hinteren Theil der Flosse haben wir, wie eben erörtert, schon Längsfasern, und ein derartiges Umbiegen der kurzen Fasern ist daher nicht nöthig; wohl aber spricht sich unser Bedürfniss dadurch besonders aus, dass diese Längsfasern an der Oberfläche am dichtesten liegen und so fast ein besonderes Zuglager bilden. Da die Lamellen im Momente derartiger geringer Biegungsbeanspruchung stets zugleich im Zustande der hochgradigen Compression von der Fläche her sich befinden, so vermögen sie diesen geringen Widerstand wohl zu leisten; zweckmässig muss es aber unter den besonderen Umständen, wo kein besonderes Druckpolster formirt ist, sein, wenn die Zugfasern nicht vollkommen abgesondert auf der Oberfläche liegen, sondern sich schräg in die unterliegende Substanz einsenken und so die ganze Schicht direct mitnehmen. So erklärt sich die Bevorzugung der schiefen Faserung in den Drucklamellen; und da die Biegung wechselseitig nach beiden Oberflächen erfolgt und die Fasern jeder Lamelle rechtwinkelig gegen einander stehen müssen, so ergab sich die Schiefstellung unter einem Winkel von 45 Grad zur Oberfläche. Damit ist also auch diese typische Faserrichtung functionell erklärt. Aber die Nöthigung zu einer reinen Durchführung der Faserung nach einer Richtung ist hier immer noch so gering gegenüber der Hauptfunction der Fasern, welche keine feste Richtung erfordert, dass wir uns [131] nicht wundern dürfen, wenn trotz Obigem eine solche Einheit nicht

Digitized by Google

besteht, sondern nebenbei noch in anderen Richtungen verlaufende Fasern vorhanden sind.

Nach dieser Schilderung der constructiven Erfordernisse der Biegungsbewegung durch, bezw. der Streckung gegen gleichmässig auf der Oberfläche vertheilte Belastungen sind noch die Erfordernisse der anderweitigen Functionen der Flosse zu erörtern.

Die Biegung selbst findet statt bei dem wellenförmigen Ablauf der Ruder- und Schlagbewegung über die Flosse; und diese Art des Gebrauches der Flosse bewirkt, wie vorstehend erörtert, die beste Propulsion, ist daher als die vorherrschende Hauptfunction anzusehen; es ist daher sehr zweckmässig, dass so vollkommene Anpassung an diese Functionsweise in der Structur sich ausspricht. Das Meiste dieser Structur wäre aber ebenso nöthig gewesen, wenn nicht hochgradige Biegsamkeit mit willkürlich hervorzurufender Streckung abzuwechseln hätte, sondern auch schon bei blosser Widerstandsleistung der Flosse ohne Formveränderung derselben wäre dieselbe Structur erforderlich, denn es müsste gleichfalls einer Biegungstendenz dabei widerstanden werden. Da nun keineswegs immer möglichst vollkommene Propulsion von dem Thiere, sondern abwechselnd auch Auftauchen zur Oberfläche und Untertauchen zur Durchsuchung des Meeres nach Beute resp. zur Verfolgung derselben oft Hauptzwecke sein werden, welche auf die rascheste Weise erreicht werden sollen, ohne unnöthige und verzögernde Propulsion, so wird nicht selten die reine, fächerartige „Schlagbewegung" mit der fast starr ausgebreiten Flosse Verwendung finden und ebenso werden alle Uebergänge von der gewöhnlichen, wellenförmig ablaufenden Ruder- und Schlagbewegung vorkommen. Die Uebergänge bedingen dabei combinirte Beanspruchungen aus den Beanspruchungen der beiden reinen Bewegungsarten; daher haben wir blos noch die Erfordernisse der reinen Schlagbewegung zu entwickeln; die Erfordernisse der Combinationen ergeben sich daraus von selbst.

Wird die Flosse durch Anspannung aller beiderseitigen Muskeln in ausgebreitetem Zustande erhalten und nur durch Biegung und Streckung des Flossenstieles hin und her bewegt, also blos im Ganzen

Digitized by Google

als widerstandsfähige Scheibe zur „reinen Schlagbewegung" gebraucht, so bewirkt sie zufolge ihrer transversalen Stellung Drehung und geringe Propulsion des Thieres nach oben oder nach unten.

Die Beanspruchung ist dabei folgende. Zunächst wird die Biegungstendenz in den medialen hinteren Flossentheilen eine etwas andere sein, da die Wirbelsäule jetzt starr ist; die vorhandene Structur, welche für eine geringere Stützung durch die Wirbelsäule eingerichtet ist, wird erst recht im Stande sein, bei stärkerer Stützung einer nur wenig variirten Beanspruchung zu genügen. Wesentlicher ist die Aenderung der Beanspruchung [**132**] der Dicke der Flosse. Bei einer Biegungsbeanspruchung längs der Radien muss die Dicke des Organes allenthalben im Verhältniss stehen zum Abstand jeder Stelle längs des Radius vom äusseren Rande der Flosse, also vom Ende des Radius; denn längs des Radius summiren sich die auf demselben lastenden Biegungskräfte von aussen her nach der (NB. indirecten) Befestigungsstelle desselben an der Wirbelsäule. Wenn das Verhältniss der Vertheilung dieser Belastung bei der Hauptaction, also die Grösse des Kraftzuwachses von aussen nach innen her bekannt wäre, wie er durch die raschere Bewegung der äusseren Theile bedingt wird, so vermöchten wir die Momentencurve jedes Radialschnittes und, bei gleichzeitigem Bekanntsein der Coefficienten, die nöthige Dicke für jeden dieser Schnitte zu berechnen. Aber auch bei Mangel dieser Kenntnisse lässt sich doch das allgemeine Verhalten ableiten. Es muss unter allen Umständen die Dicke längs jedes Radius vom freien Ende gegen die Befestigungsstelle zunehmen, und dies derart, dass jedem längeren Radius am Befestigungstheile auch eine grössere Dicke zukommt als einem kürzeren Radialausschnitt. Der längste Radius ist damit zugleich die Stelle der grössten Dicke des Organes und von ihm fällt dieselbe nach beiden Seiten mit der Länge der Radien ab. Dies Erforderniss reiner Biegungsconstruction ist aber in unserem Falle nicht vollkommen verwirklicht; sondern die Stelle grösster Dicke ist etwas vor dem grössten Radius gelegen; und das so ausgesprochene Verhältniss einer Verdickung des Organes nach vorn setzt sich in verstärktem Maasse fort, indem von der stärksten Stelle nicht ein rascher Abfall der Dicke nach vorn, entsprechend der Verkürzung der

Digitized by Google

Radien, zu einem ganz dünnen, dem hinteren gleichen Rande stattfindet, sondern indem die Abnahme nur sehr gering ist, und der vordere Rand ganz dick und abgestumpft endigt.

Dies deutet auf eine selbstständige Summation der Beanspruchung von hinten nach vorn hin, wie sie bei der Biegung längs der typischen Biegungslinien nicht vorkommen kann, da bei letzterer jeder Radialausschnitt als selbstständig anzusehen ist und rechtwinkelig zu ihm, also längs der Niveau-Linien keine Ueberkraft vorhanden ist, welche sich nach vorn summiren könnte. Wir haben aber schon vorstehend in der wellenförmig ablaufenden Bewegung eine abweichende Bewegungsweise der Flosse erkannt, durch welche auch die bisherigen Niveaulinien beansprucht werden; hierbei muss sich die Beanspruchung nach vorn, d. h. gegen den festeren Theil summiren. Das Gleiche tritt bei der reinen Fächer- oder Schlagbewegung des Schwanzes ein; die Bedingung aber, ohne welche dieses und eine kräftige Schlagbewegung überhaupt nicht möglich ist, besteht darin, dass eben das Organ vorn widerstandsfähiger ist, so dass es den von hinten nach vorn gerichteten Biegungszug und -Druck mit dem vorderen Rande aufzunehmen und der Axe zuzuleiten vermag. Deshalb ist es zweckmässig, dass der vordere, [**133**] vor dem grössten Radius, also vor der längsten Biegungslinie gelegene Theil der Flosse bedeutend dicker ist, als der von der Länge der Radien abhängigen Biegungstendenz an dieser Stelle entspricht. Also die Verdickung des vorderen Theiles der Flosse stellt eine für die Verstärkung des Effectes der „Schlagbewegung" sehr nützliche Einrichtung dar.

Wenn die Flosse, activ durch Anspannung der Radien gesteift, fächerartig bewegt wird, so entsteht durch diese Art der Bewegung eine stärkere Beanspruchung der hinteren Theile und somit, wie angedeutet, Biegung längs der bisherigen nicht gebogenen Niveaulinien. Zu den besonderen Einrichtungen, welche dieser Beanspruchung dienen, gehören ausser den der Kante der Lamellen parallelen Fasern derselben, noch die, wie erwähnt, gleichfalls in Richtung der Niveaulinien verlaufenden Faserbündel der Lederhaut, welche letzteren auf diese Weise ihre Entstehungsursache finden.

Digitized by Google

Besondere Muskeln, um diese Fasern zu spannen und sie dadurch im Momente der Action in ihrer Leistungsfähigkeit zu verstärken, wie bei den Radiärfasern, sind nicht vorhanden; wohl aber vermögen die Muskeln der letzteren diese Function zugleich mit für die Lamellen zu vollziehen. Bei Spannung der Radiärfasen wird das Polster der mittleren Schicht, wie ausgeführt, gepresst und senkrecht zu den Radien in allen Richtungen verdickt; dadurch werden nicht blos die kurzen, schrägen und queren Fasern in den senkrechten Lamellen, sondern ebensowohl auch alle längs der Richtung der Niveaulinien verlaufenden Fasern gespannt. Auf diese Weise vermag das Thier die Widerstandsfähigkeit der Flosse bei der Schlagbewegung in ähnlicher Weise willkürlich zu erhöhen oder zu verringern, wie bei der reinen Biegung zur combinirten Ruder- und Schlagbewegung.

Da so die Flosse in Folge anderweiter Function im vorderen Theile eine von der reinen Biegungsform, d. h. von der Form, welche ein aus unserem Materiale gebildeter Körper bei gegebenen äusseren Umriss haben müsste, wenn er allein auf Biegung durch gleichmässige Belastung beansprucht würde, abweicht, so musste auch die innere Structur an diesen Stellen entsprechend verändert sein, um den gegebenen Verhältnissen zu entsprechen. Deshalb sehen wir die Niveaulinien sich gegen den vorderen Rand fast gerade fortsetzen, statt sich wie bei reiner Biegungsform der Flosse durch rasch sich verdünnende Flossentheile stark nach vorn und medianwärts umzubiegen. Das Gleiche gilt von den Radien, den Insubstantiirungen der Zuglinien; auch sie verlaufen entsprechend gerade, statt während ihres lateralen Verlaufes stark nach vorn abzulenken.

Wenn wir so erkannt haben, dass die äussere „Gestalt" der Flosse in ihren Dickenverhältnissen nicht vollkommen der aus dem Umriss der Flosse sich ergebenden Biegungsbeanspruchung entspricht, sondern in ihren vor- [134] deren Theilen zugleich eine äusserst zweckmässige Anspannung an die Schlagfunction der Flosse erkennen lässt, so haben wir andererseits zugleich wahrgenommen, dass *die innere Structur vollkommen, an diese gegebene äussere Gestalt angepasst ist* und so die Fähigkeit er-

Digitized by Google

langt hat, sowohl der *„Biegungsbeanspruchung"* je nach dem Willen des Thieres mit *dem Minimum von Material und Kraft Widerstand zu leisten oder nachzugeben und in gleicher Weise der „Schlagbewegung" zu dienen.*

Nach der ausführlichen Erörterung dieser beiden Hauptlocomotionsbewegungen, welche mit der Flosse ausführbar sind und welche die Gestalt und Structur der Flosse bestimmen, und ihre Uebergänge in einander in Form der wellenförmig von vorn nach hinten ablaufenden Hauptbewegung, bleiben nur noch zweierlei Bewegungsarten übrig; diese sind nur von geringer Bedeutung sowohl für die Locomotion des Thieres, als für die Construction unseres Organes; es sind der Seitwärtsschlag mit der Flosse und der Querrichtung nach über die Flosse ablaufende Wellenbewegung. Erstere dient der Seitwärtsdrehung des Thieres, welche in wirksamer Weise auch durch die Brustflossen vollzogen werden kann, und letztere dient bei den Fischen zur Aequilibrirung in Ruhestellung, eine Function, welcher bei dem Delphin passiv durch die Rückenflosse, einem dorsalem Kiel, und activ gleichfalls durch die Vorderflossen genügt werden kann. Ausserdem ist die Möglichkeit der Ausführung letzterer Bewegung nach den anatomischen Verhältnissen kaum wahrscheinlich. Soweit als diese beiden Bewegungsarten vorkommen, können sie nur durch die Radiärfasern vermittelt werden und stellen daher an die Flosse keine uns neue Art der Beanspruchung, da wir die Einwirkung der Spannung der Radiärfäsern und ihren Einfluss auf die Structur bereits erörtert haben.

C) Entstehungsmöglichkeit der Gestalt und Structur der Delphinflosse.

Nach der Schilderung des Baues und der Function der Schwanzflosse des Delphins erübrigt noch, die mögliche Art und Weise und die Ursache der Entstehung der als wunderbar zweckmässig erkannten Einrichtungen aufzusuchen. Wir werden uns aber dabei zunächst blos auf die ursprüngliche phylogenetische Entstehung des Organs beschränken, wenn schon von dieser aus auch einige Streiflichter auf die ontogenetische Entwickelung fallen.

Digitized by Google

Für die Ableitung der Entstehung zweckmässiger morphologischer Einrichtungen giebt es nach dem gegenwärtigen Standpuncte der Wissenschaft zwei wesentlich verschiedene, einander anscheinend entgegengesetzte Möglichkeiten.

[**135**] Die erste Möglichkeit ist bezeichnet durch das grosse Darwin'sche Princip der Auslese aus freien (s. Bd. II S. 64), in Folge zufälliger Bildungsursachen entstandenen Variationen im Kampfe um's Dasein unter den Individuen s. Personen: die alleinige Erhaltung des in den äusseren Verhältnissen sich Bewährenden, Dauerfähigen, unter Zugrundegehen aller mit nicht sich bewährenden Eigenschaften ausgestatteten Individuen. Dies ist das gegenwärtig fast ausschliesslich verwendete Princip. Dabei ist die wirkliche dynamische Ursache der ursprünglichen Entstehung, die causa efficiens der zur Erhaltung ausgelesenen Variationen unbekannt; bekannt ist oder als bekannt wird angenommen, die Ursache der Auslese und der Summirung der Variationen, die *causa summandi*, wie man im Gegensatz zur wirklichen Bildungsursache dieselbe bezeichnen könnte.

Dieser primären allgemeinsten Art und Ursache der Ausbildung des Zweckmässigen muss eine zweite, durch entgegengesetzte Charaktere wesentlich von ihr unterschiedene Art gegenübergestellt werden, welche in dem mit dem Charakter der Teleologie behafteten und in der Einleitung erörterten Principe der functionellen Anpassung besteht. Dass der functionellen Anpassung dieser Charakter zukommt, dass sie nicht blos ein in einigen festen, wesentlich in der functionellen Hyperämie begründeten, Selbstregulationsmechanismen besteht, wie bisher fast allgemein angenommen worden ist, glaube ich in meiner Schrift, „Der züchtende Kampf der Theile im Organismus" (s. Nr. 4) nachgewiesen. Zugleich ist, wie wir sehen werden, die functionelle Anpassung im Gegensatz zu dem Principe Darwin's, ein wirkliches Bildungsprincip, eine „homogene Wirkungsweise" und causa efficiens. Unterscheidet sie sich so von Darwin's Princip scheinbar sehr wesentlich, so ergab sich doch bei der causalen Erklärung derselben, dass sie ihm subordinirt ist, indem die bestimmten Gewebsqualitäten, auf denen wir sie als beruhend anerkannten, in

Digitized by Google

vollkommener Weise nur unter Mitwirkung desselben erworben werden konnten.

Damit wurde zugleich offenbar, dass der teleologische Charakter der functionellen Anpassung auch hier zum Theil nur ein anscheinender ist, hervorgebracht durch die directe Anpassungsfähigkeit des Individuums als Ganzen an neue Verhältnisse. Wenn man aber die dabei stattfindenden Vorgänge bis in's erste Geschehen zurück verfolgt, so erkennt man, dass auch hier, von den Geistesfunctionen abgesehen, die Zweckmässigkeit nicht durch ein zweckbewusstes und Mittel wählendes Princip, sondern gleichfalls durch „Auslese" in einem sogenannten „Kampfe", nur aber innerhalb des dabei als Ganzes erhalten bleibenden „Individuums", das heisst durch Begünstigung und Benachtheiligung von „Theilen" des Organismus, bedingt wird.

Diese Auslese der einzelnen Theile, [die Theilauslese (s. Nr. 8 S. 63)] im Organismus findet [**136**] nothwendig bei jeder Alteration der Lebensbedingungen des ganzen Organismus oder blosser Theile desselben statt; immer werden die die Aenderungen nicht ertragenden Theile zu Grunde gehen und ihr Platz entweder freibleiben oder von den Nachkommen der überlebenden, dauerfähigeren eingenommen, und so das Individuum unter Verlust und nachträglicher Neubildung von Theilen an die Alteration der Umstände angepasst werden. Dies muss ebensowohl für die Gewöhnung an Schädlichkeiten [siehe S. 235], wie für die Gewöhnung an eine blosse Alteration der Functionen gelten. Während aber bei Einwirkung von Schädlichkeiten der Ausgang in Bezug auf die Erhaltung des ganzen Individuums von vorn herein unbestimmt ist, und die Gewöhnung ein blos zufälliger Weise günstiges Resultat der Auslese der Theile darstellt, so ist bei der Gewöhnung an quantitativ oder ein wenig qualitativ neue, aber in keinem Momente die zur Zeit vorhandene physiologische Variationsbreite überschreitende Functionsgrade resp.-Weisen, der Ausgang von vorn herein als der zweckmässigste für das Individuum normirt. Diese Normirung eines zweckmässigen Ausganges in neuen Verhältnissen, welche innerhalb ziemlich weiter und selbst allmählich nach der Seite des Zweckmässigen verschiebbarer

Digitized by Google

Grenzen variiren können, bedingt den teleologischen Charakter der functionellen Anpassung und scheint trotz DARWIN in der Morphologie noch einmal der Teleologie die Pforten öffnen zu wollen; denn man wird von vorn herein zweifeln, dass dies auf eine mechanische Weise geschehen könne, dass es Derartiges leistende mechanische Qualitäten geben könne. Ich habe aber a. a. O. nachgewiesen, dass solche Qualitäten denkbar sind; und es liess sich zugleich darthun, dass diese wunderbaren Gewebsqualitäten, sobald sie nur spurweise aufgetreten waren, im züchtenden Kampf der Theile die Alleinherrschaft im Organismus erringen mussten. Ausserdem war ich bestrebt, ein für die erste Begründung ausreichendes Material dafür zusammenzubringen, dass sie wirklich vorhanden sind; und durch die vorliegende Arbeit soll eine weitere Bestätigung darin gewonnen werden. Diese Bestätigung betrifft das Bindegewebe und besteht in dem Nachweis, dass allein der Kampf der Theile, gestützt auf die von uns supponirte Qualität, im Stande ist, die in den vorstehenden Abschnitten geschilderte und erklärte wunderbare Vollkommenheit der Construction der Delphinflosse hervorzubringen.

Da sich somit zu dem bekannten herrschenden Principe des züchtenden Kampfes der Individuen ein neues des züchtenden Kampfes der Theile im Organismus fügt, so wird es zweckmässig sein, bei der in Zukunft nöthigen Sonderbetrachtung der Wirkung jedes der beiden Principien kurze Bezeichnungen für dieselben ein- [**137**] zuführen. Dabei wird zu berücksichtigen sein, dass der üblich gewordene Ausdruck „Kampf" bekanntermaassen einen zu engen Begriff umfasst, indem es sich um einen Kampf blos dann handeln kann, wenn eine Gleichartigkeit beider Contrahenten wenigstens insoweit vorhanden ist, dass jeder eventuell dem anderen Schaden zufügen kann. Dies ist aber nur dann der Fall, wenn wirkliche directe oder indirecte Concurrenz auf dasselbe gerichteter Lebewesen stattfindet, nicht aber bei der einfachen Aussonderung des in den äusseren Naturumständen sich nicht dauerfähig Erweisenden, so z. B. nicht bei dem Zugrundegehen von Thieren während grosser Dürre, weil sie nicht vermögen lange Wassermangel auszuhalten oder bei dem Schwinden von

Digitized by Google

Muskeln in Folge mangelnden Gebrauches derselben, weil sie sich nicht längere Zeit ohne Ausübung der Function sich zu erhalten vermögen. In beiden Fällen kann von einem Kampfe nicht die Rede sein; wohl aber findet eine zweckmässige „Ausmerzung" des in den neuen Verhältnissen nicht „Dauerfähigen", also eine Züchtung des Dauerfähigen statt. Das Wesentliche in beiden Kampfesinstanzen: im Kampf der Individuen und im Kampf der Theile im Organismus ist die „Auslese" des in den äusseren Verhältnissen der Individuen resp. der Theile der Organismen „Dauerfähigen", sich „Bewährenden"; deshalb wollen wir, im Hinblick auf den Zweck kurzer Bezeichnung, für den sogenannten Kampf der Individuen seine Wirkung: die **„Individualauslese"** [oder besser auszusprechen **„Personalauslese"**], und für den Kampf der Theile im Organismus die **„Partialauslese"** oder **„Theilauslese"** als Ausdrücke gebrauchen. Ich halte das Wort Personalauslese für geeignet, sofern sogleich von der Einführung an der passive Sinn daran geknüpft wird, dass die Individuen das Ausgelesene sind; während die gleichfalls kurze Bezeichnung „Auslese der Individuen" nach der uns gewohnten anthropocentrischen persönlichen Auffassung leicht nur im umgekehrten Sinne, im Sinne des durch die Individuen Ausgelesenen aufgefasst werden kann.

Für die Zukunft ist also *bei causalen Ableitungen der sogenannten Zweckmässigkeit organischer Einrichtungen immer nöthig, zwischen diesen zwei Principien zu wählen.* Es muss daher die Wirkungsweise jedes derselben im Allgemeinen charakterisirt werden, um im Specialfalle ihre Gebiete gegen einander abgrenzen zu können.

Das Charakteristische des „Kampfes der Individuen" resp. seiner Wirkung der „Individualauslese", ist die Züchtung geeigneter Typen, der Arten, welche in den allgemeinen, allen Individuen derselben Art gemeinsamen äusseren Verhältnissen erhaltungsfähig sind; dies geschieht dadurch, dass alle ungeeigneten Individuen allein übrig bleiben. Dagegen bringt der „Kampf der Theile" durch die bewirkte „Theilauslese" als Wesentliches die Anpassung der Individuen an die Specialverhältnisse jedes

Digitized by Google

Individuums hervor und zwar auf dem Wege der Begünstigung oder Benachtheiligung der diesen Verhältnissen entsprechenden oder nicht entsprechenden Theile der Individuen. Sorgt somit der DAR- [**138**] WIN'sche *Kampf der Individuen* durch die „Personalauslese" *für die Ausbildung und Erhaltung der Art* auf Kosten der Individuen, so sorgt der *Kampf der Theile im Organismus* durch die „Partialauslese", *für die Ausbildung und Erhaltung der Individuen* auf Kosten der Theile desselben.

Den Kampf der Individuen haben wir vor Augen; wir sehen die Elimination der Individuen und die züchtenden Wirkungen derselben; deshalb haben wir keine Veranlassung die so gebildete Zweckmässigkeit jetzt noch für teleologisch zu halten. Der Kampf der Theile und seine Wirkung, die Partialauslese, ist, obgleich ebenso sicher nachweisbar, doch weniger auffällig; er wurde deshalb bisher übersehen. Das zweckmässige Resultat dagegen stach grell in die Augen und beschäftigte auf verschiedenen Gebieten denkende Beobachter ohne der Lösung des Räthsels näher gebracht zu werden.

Für die weitere Erörterung der Leistungen des Principes der „Partialauslese" wollen wir uns hier, unserem speciellen Zwecke entsprechend, auf die Leistungen der der functionellen Anpassung dienenden Gewebsqualitäten in Vergleichung mit den Leistungen der Personalauslese, beschränken. Es kann dabei bereits früher von mir Dargelegtes (s. Nr. 3) reproducirt werden.

Es ergab sich, dass die Personalauslese als ein Princip der Auslese aus dem rein Zufälligen immer blos wenige neue Charaktere auf einmal auszubilden vermag, während die functionelle Anpassung gleichzeitig in allen Organsystemen beliebig viele, Tausende oder Millionen, zweckmässiger Einzelbildungen hervorzubringen im Stande ist; zweitens dass erstere in Folge dessen Bildungen nicht zu schaffen vermag, welche so feine Anpassungen darstellen, dass erst sehr viele, Hunderte oder Tausende dieser Einzelbildungen einen Ausschlag

Digitized by Google

gebenden Vortheil im Kampfe um's Dasein zu gewähren vermögen. Dies bezieht sich vornehmlich auf die feineren Structurverhältnisse mechanisch als Ganzes wirkender Theile, also der Stützorgane, und ist auf einfache Weise vorstellbar:

Eine erste zufällige günstige Variation von z. B. Hundert Knochenbälkchen in der Weise, dass die Bälkchen die Richtung stärksten Druckes einnehmen, würde im Haushalte des Thieres sowie auch für die Festigkeit des Organes keinen, irgend einmal Ausschlag gebenden Factor abgeben können. [**139**] Es würde daher diese zufällige günstige Variation nicht züchtbar und daher nicht steigerungsfähig sein.

Drittens können selbstverständlich, und wie schon angedeutet, diejenigen Bildungen nicht der Individualauslese zugeschrieben werden, welche im Laufe des individuellen Lebens als directe Anpassungen an neue Verhältnisse entstehen und als solche zu constatiren sind.

Die Auslese unter den „Individuen" wird also vorzugsweise Variationen zu züchten im Stande sein, welche grossen Nutzen bringen und welche am einfachsten zu sein brauchen, um zu nützen, von denen also schon jeder kleine Schritt für die Erhaltung ausschlaggebend wirkt. Grossen Nutzen kann eine Variation bringen entweder dadurch, dass sie an sich sehr nützlich ist, oder dass sie eine *primäre Bildungsursache darstellt, von welcher in Abhängigkeit viele andere nützliche Bildungen durch Correlationen sich ausbilden müssen.* Die angedeuteten Correlationen sind entweder functionelle Correlationen, deren Producte also der functionellen Anpassung zugehören, oder es sind uns unbekannte, vielleicht nicht functionelle, embryonale, auch zum Theil postembryonale Wachsthums- und sonstige Gestaltungs-Correlationen. Dazu kommen noch die Variationen der Gewebseigenschaften, also *Veränderungen des „Reactionsmateriales"*, aus welchem die Organe in Folge bestimmter gestaltender Ursachen reactiv geformt werden.

In den letzteren, den Gewebsqualitäten, ist nun, wie schon er-

Digitized by Google

wähnt, eine bestimmte Variation denkbar, welche nicht nur da oder dort im Organismus gelegentlich sich bewährt, sondern welche an jedem Orte des Organismus, wo sie sich findet, überall direct das Zweckmässigste, d. h. das dem von ihr gemachten Gebrauche Entsprechendste, sowohl in der äusseren Gestalt wie in dem feinsten Structurdetail der Organe auszubilden vermag und als die Grundlage des Vermögens der functionellen Anpassung angesehen werden muss.

Diese, in ihrer Thätigkeit mit dem Charakter des Teleologischen behaftete Qualität besteht darin, dass die lebenden, also assimilirenden und verbrauchenden Theile aller Gewebe durch den functionellen Reiz des Gewebes, bez. durch die Vollziehung des Actes der Function, zugleich trophisch, d. h. Anbildung bewirkend und die Functionsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit erhöhend, beeinflusst werden, bei Mangel des functionellen Reizes, bez. der Function, aber in allen diesen Eigenschaften herabgesetzt werden. Diese Qualität an sich ist in ihrem Wesentlichsten bereits vor mehr als 40 Jahren von Johannes Müller und von Canstatt ausgesprochen und später von Virchow in der „Cellularpathologie" verwerthet worden, ohne indess in ihrer vollen „morphologischen" und „physiologischen" Bedeutung erkannt zu werden.

[**140**] Es darf aber nicht übersehen werden, dass diese Qualität, um sich in der functionellen Anpassung also in dem Principe der zweckmässigen Umbildung der Organe durch Veränderung des von ihnen gemachten Gebrauches bethätigen zu können, schon Organe, welche umzubilden sind und zugleich Ursachen, welche die Alterationen des Gebrauches veranlassen, als gegeben vorauszusetzen.

Gemäss diesen Erörterungen ist die Unterscheidung zwischen dem Antheil der beiden Auslesearten, zwischen der Individualauslese und der functionellen Theilauslese im Specialfall zu machen; und im Zweifelfalle, auf dem gemeinsamen Grenzgebiet beider, ist es meiner Meinung nach gegenwärtig besser, dem letzteren Princip den Vorzug zu geben, da es eine wirkliche Gestaltungsursache enthält

Digitized by Google

und uns im Weiterverfolgen mehr Verständniss erschliesst, als die stete Appelation an die ultima ratio der Könige.

Es ist in Folgendem nun zunächst die Bildung der Flosse auf die beiden Principien zu vertheilen und dann zuzusehen, ob sich unser Princip der functionellen Anpassung der ihm zufallenden schweren Aufgabe im Einzelnen gewachsen zeigt, wodurch es bei der ungemeinen Complicirtheit des zu Leistenden selber eine wesentliche Stütze für seine Existenz erhalten würde.

Die functionelle Anpassung setzte als gegeben voraus, ein Organ, welches durch bestimmten Gebrauch ausgebildet, umgebildet oder ausgestaltet werden kann; demnach müssen wir eine zu irgend einem Gebrauche fähige Flosse als durch Personalauslese gezüchtet annehmen. Da weiterhin grobe Veränderungen der äusseren Gestalt eines Organes als einfache leicht vorkommende Variationen anzusehen sind und zudem, wie wir im Capitel über die Function der Flosse gesehen haben, die groben Verhältnisse der Gestalt für die Function sehr wichtig, sehr vortheilhaft oder nachtheilig sind, so werden wir nicht zögern, die Ausbildung dieser nützlichen Formverhältnisse gleichfalls dem ersteren Princip zuzuerkennen; dies betrifft die relative Grösse der Flosse, die transversale Stellung derselben, die Verbreiterung nach hinten und die Verdickung nach vorn und innen; und vielleicht kann dies Princip sogar bei Ausbildung der Feinheiten des Umrisses der convexen Krümmung des vorderen, der eigenthümlich concaven Krümmung des hinteren Randes sowie der Abstumpfung der Ecken einen gewissen Antheil gehabt haben, obgleich wir auch die Partialauslese als dabei betheiligt erkennen werden.

Gleichzeitig mit der successiven Züchtung der so gestalteten Flosse mussten günstige Variationen der Muskelinsertionen entstanden sein, nämlich Verlegungen der Insertionen einer grösseren Menge von Muskeln durch lange Transmissionsstränge gegen das Ende des Körpers zur Bewegung des [**141**] Schwanzes und der daran befindlichen Flosse und weiterhin eine entsprechende Vertheilung eines Theiles dieser Sehnen auf die Flosse selber.

Das Material angehend, aus welchem die Variationen das Organ

Digitized by Google

bilden konnten, so war als Axentheil die Wirbelsäule mit ihren nach hinten zu an Dicke und Grösse ab- und an Beweglichkeit zunehmenden Wirbeln gegeben, und für die Seitenflügel hätte nach den präexistirenden Bestandtheilen vielleicht die Wahl sein können zwischen dem faserigen Bindegewebe und dem Fettgewebe. Letzteres konnte seine Widerstandsfähigkeit aber nur durch das eingestreute faserige Bindegewebe erhalten und hätte mit der stärkeren Beanspruchung auf dem Wege der Partialauslese mehr und mehr durch dasselbe verdrängt werden müssen. Ob dies nun geschehen ist oder ob von vorn herein der Flossenflügel rein bindegewebig angelegt war, ist nicht zu beurtheilen.

Wir haben also die Flosse in dem Hauptsächlichsten ihrer gegenwärtigen äusseren Gestalt, in ihrer relativen Grösse und in ihrem Baumaterial, sowie auch in ihrer Versorgung mit Muskeln als durch Individualauslese aus freien Variationen gezüchtet aufzufassen. Das Gleiche kann aber nicht auch von ihrer „Structur" gelten, wie sich nach obiger Ausführung leicht ergiebt.

Beliebige Variationen können für sich zunächst nur verwirrte Faserung, oder in Combination mit bestimmten Wachsthumsrichtungen nur diesen entsprechende Faserung hervorbringen; aber eine zufällige Identität der Wachsthumstrajectorien mit den Spannungstrajectorien ist in unserem äusserst complicirten Falle nicht wohl annehmbar. Nur allmählich durch Auslese hätte sie entstehen können; aber dazu gehört, dass sie zunächst schon in einer ausschlaggebenden Weise durch Zufall entstanden wäre und dazu endlich sind bei der Feinheit der Structurdetails schon zahllose günstige Einzelvariationen nöthig, während die dadurch erzielte Materialersparniss bei dem geringen Stoffwechsel des Bindegewebes wohl nie einen ausschlaggebenden Factor hätte abgeben können.

Diese apagogische Beweisführung wird noch durch eine andere Erwägung gestützt. Die Entstehung auf diesem Wege wäre nämlich ungemein umständlich, weitläufig und wenn wir eine kürzere Entstehungsweise kennen, so hat diese die Präsumption grösserer Wahrscheinlichkeit für sich. Dieser kürzere Weg ist der der Züchtung einer Gewebsqualität, welche all die unendlich zahlreichen Einzel-

Digitized by Google

verhältnisse hervorzubringen vermöchte, es ist die oben (s. S. 544) bezeichnete Gewebseigenschaft. Dazu kommt noch, dass diese Eigenschaft nicht für die Flosse neu zu entstehen brauchte, da sie bereits in allen anderen bindegewebigen Bildungen des Thieres sich ausspricht; ja es ist wohl anzunehmen, dass sie schon auf sehr niederer Wirbelthierstufe, schon bei den Fischen, vielleicht sogar bei dem Amphioxus sich findet und auf allen Thier- [142] stufen, von ihm an aufwärts, in den neuen Form- und Functionsverhältnissen derselben immer die zweckmässigsten Stütz- und Verbindungsorgane ohne Weiteres hervorgebracht hat. Auf welche Weise dies geschehen könnte, habe ich in der citirten Schrift „Ueber den Kampf der Theile im Organismus" scizzirt, und es wird weiterhin noch ausführlicher durch Specialarbeiten belegt werden; und jede neue Erklärung der Structur und Gestalt eines complicirten oder einfachen bindegewebigen Organes aus diesem Princip ist eine neue Bestätigung desselben.

Nachdem so die Abkunft der Structur der Flosse von der Theilauslese im Allgemeinen wahrscheinlich gemacht ist, kommen wir zum speciellen Nachweis der Möglichkeit dieser Vermuthung; es werde somit die Ableitung der Structur der Flosse bei gegebener Gestalt versucht.

Dies ist uns sehr erleichtert durch die ausführliche Schilderung der bei dem Gebrauche eintretenden Beanspruchung. Ganz allgemein lässt sich die Entstehung einer zweckmässigen bindegewebigen Structur aus unserer Gewebsqualität in folgender Weise ableiten.

Wenn wir die Richtungen stärksten Zuges und Druckes kennen gelernt und Widerstand der Fasern gegen Zug in der Richtung der Fasern und gegen dazu rechtwinkeligen Druck als die specifische Function der Bindegewebsfaser erkannt haben, so wird bei trophischer Wirkung des functionellen Reizes in den Richtungen, in welchen diese Kräfte am stärksten wirken, Begünstigung der Entwickelung, Activitätshypertrophie eintreten; und in dem Maasse, als die in diesen Richtungen entwickelten Theile der Function mehr und mehr allein genügen, werden die abweichend davon gelegenen Fasern, durch Unterliegen in

Digitized by Google

dieser Art eines Wettkampfes der Theile um die Function, ihrer functionellen Beanspruchung beraubt und, da ohne letztere nach unserer Annahme keine Regeneration oder dauernde Erhaltungsfähigkeit möglich ist, durch Inactivitätsatrophie allmählich schwinden, aussterben; auf diese Weise müssen schliesslich die in den Richtungen stärkster Beanspruchung gelegenen, also stärkst fungirenden Fasern allein übrig bleiben (s. S. 358).

Das ist das Principielle der Ableitung, wie es mit geringen Aenderungen der Bezeichnungen ebenso für Gebilde aus Knochen, Knorpel oder anderen Formen der Stützsubstanzen gilt; und es ist klar, dass ein solches Princip ausreichend ist für die Entstehung einer so feinen Structur, wie sie aus den letzten, durch die Function direct trophisch beeinflussten Formelementen zusammengesetzt werden kann.

So lange man die directe Anpassung blos von vermehrter Blutzufuhr zu den stärker gebrauchten Organen ableitete, so lange konnte man blos grobe Vergrösserung der Organe, aber keine Structurverfeinerung erklären, selbst dann nicht, wenn die Ernährung wirklich in dem angenommenen Maasse in directer Abhängigkeit von der Nahrungszufuhr stünde, da die Blutvertheilung nicht in ausreichender Weise localisirt werden kann. Eine Vermehrung der einzelnen Structurelemente in den Richtungen [**143**] stärkster Thätigkeit und damit eine Functionsberaubung der von diesen Richtungen abweichenden Elemente und eine Elimination der letzteren unter Uebrigbleiben der allein in den Richtungen stärkster Function gelegenen Elementartheile ist blos möglich, wenn die Elementartheile selber und direct von dem functionellen Reiz beeinflusst werden. Um so feiner diese direct trophisch beeinflussten Elementartheile sind, um so feiner ist das in diesem Kampfe züchtbare Structurdetail [s. Nr. 4, Kapitel III].

Wenn wir jetzt auf die specielle Ableitung aus Bindegewebe eingehen wollen, so tritt uns sofort der Mangel an sicheren Kenntnissen über das normale Leben des Bindegewebes hemmend entgegen. Es ist nicht genau bekannt, welches alles die lebenden, bildenden Elementartheile sind: ob allein

Digitized by Google

die Fibroblasten; oder ob auch die Grundsubstanz der Fasern noch selbstständig wachsen und Primitivfibrillen absondern kann, und ob nicht auch vollkommen differenzirte Primitivfibrillen noch von sich aus wachsen resp. schwinden können. Für das Eigenleben der leimgebenden Substanz haben sich zu den Stimmen Stricker's und Kollmann's [1]) neuerdings noch die Ravogli's [2]), Laulanié's [3]) und zuletzt Hänsell's [4]) gefügt. Mir selber erscheint es wahrscheinlich, dass zur Fibrillenbildung überhaupt von aussen her erzeugte Zugspannung nöthig ist, weil nur so die Continuität der Primitivfibrillen durch viele Zellterritorien hindurch verständlich wird. Noch geringer sind unsere Kenntnisse über die regressiven Vorgänge, deren Existenz wir chirurgischen Vorkommnissen, wie Lockerung von Narben u. dgl. entnehmen. Ebenso sind die Vorgänge der physiologischen Regeneration unbekannt, ob etwa innerhalb der Fasern Ersatz von Theilen stattfindet oder ob sie blos von neuen Fibroblasten ausgeht etc.; und auch Ziegler's [5]) Angabe, dass Fibroblasten durch Verschmelzung von Leucocyten entstehen, bedarf noch der Bestätigung.

Diese Unkenntniss bezüglich der Einzelvorgänge des Lebens des Bindegewebes macht indess unsere Deduction nicht unmöglich; aber sie wird eine Nöthigung sein, nichts Genaueres dabei zu verwerthen, als sich aus den einfachen Thatsachen der Activitätshypertrophie, der Inactivitätsatrophie in Verbindung mit dem Principe der selbstständigen activen Ernährung der Elementartheile folgern lässt. Die Anwendung dieser Principien auf unsere gegenwärtigen Kenntnisse der Physiologie des Bindegewebes würde folgende specielle Form annehmen, von deren wirklicher Richtigkeit oder Unrichtigkeit jedoch das schliessliche Resultat der ganzen Ableitung in keiner Weise abhängig ist. Wir [144] benutzen die concrete Form nur, weil sie leichter vorstellbar ist und daher bei der zur Zeit noch herrschenden Abneigung vor Abstractionen wohl leichter

1) Virchow's Archiv. Bd. XLVIII.
2) Wiener med. Jahrbücher. 1879. S. 49 u. f.
3) Compt. rend. T. 91. Nr. 3. S. 180.
4) Archiv für Ophthalm. Bd. XXVII. Abh. 2.
5) Untersuchungen über pathologische Bindegewebs- und Gefässneubildung. 1876.

Digitized by Google

Eingang findet, als eine dem wirklichen Stande unseres Wissens entsprechende Deduction, welche blos mit den allgemeinen aber sichergestellten Begriffen Hypertrophie, Atrophie, Anregung zu operiren hätte. Bezüglich solcher Ableitungen hegen, wie es scheint, manche Empiriker noch den irrigen, ihrerseits nicht vollkommen geprüften Verdacht, dass dasjenige, was mit so allgemeinen Begriffen gemacht ist, im concreten Falle der Wirklichkeit doch vielleicht nicht möglich sei. Also um uns deshalb im Concreten zu halten, würden wir etwa zu sagen haben, dass die Fibroblasten durch Zug in der Richtung des Zuges gedehnt werden und sowohl während wie nach Abschluss der Periode ihrer „selbstständigen" Wachsthumsfähigkeit nach dieser Richtung hin wachsen; dass dabei zugfeste Fasern entstehen, welche entsprechend der Stärke und Dauer des Zuges Verlängerung, Verdickung, vielleicht auch Vermehrung erfahren. Vielleicht auch können Fibroblasten unter Einwirkung stärkeren Zuges zur Theilung angeregt oder sogar weisse Blutzellen, wenn sie in geeigneten Bedingungen zur Einwirkung des Zuges oder bestimmten Druckes gelangen, durch denselben zu Fibroblasten umgewandelt werden. All dies wird bei Combination von Zug mit rechtwinkelig dazu stehendem Druck durch letzteren verstärkt werden können, da sich dieser alsdann secundär in entsprechenden Zug umsetzt (s. Nr. 9 S. 132), so dass auch derartiger Druck zur Activitätshypertrophie Veranlassung geben kann.

Umgekehrt wird bei dauernder Entspannung und noch mehr bei Längscompressionen der Fasern allmählicher Schwund derselben eintreten, wobei dahingestellt bleibt, ob er auf directem oder indirectem Wege zu Stande kommt: ob er auf directe Degeneration oder ungenügende Regeneration oder auf Verminderung der Widerstandsfähigkeit gegen den Druck von Nachbartheilen oder gegen die, wie es nach einigen pathologischen Beobachtungen vielleicht zu vermuthen ist, alles nicht durch Function Gekräftigte, aufzehrenden weissen Blutzellen, zurückzuführen ist.

Es ist noch zu erwähnen, dass all' dies nur in normalen Verhältnissen, d. h. bei dem normal vorhandenen, vollkommenen Schutz

Digitized by Google

des Gewebes vor fremden, nicht functionellen Reizen und bei der normalen, allein durch die eigene Thätigkeit hervorgerufenen und regulirten Blutzufuhr, ungestört ablaufen kann (s. S. 380 u. 316).

Alle die angedeuteten speciellen Möglichkeiten der Activitätshypertrophie resp. Inactivitätsatrophie bringen denselben Endeffect, nur innerhalb verschiedener Zeit und auf anderem Wege hervor. Da wir die „Zeit" bei unserer Ableitung nicht zu berücksichtigen haben, so sind sie für unseren gegenwärtigen Zweck vollkommen [145] gleichwerthig; es genügt, dass jede Art des Vorganges in der ganzen Flosse gleichmässig, in zweckmässiger Weise gestaltend wirken muss und daher bei jedem Individuum schon einen in dem Kampf um's Dasein ausschlaggebenden Factor darstellen wird. Ob aber zur vollkommenen Ausbildung der functionellen Structur nach gegebener äusserer Anlage der Flosse blos eine oder zehn oder zwanzig und mehr Generationen nöthig gewesen sind, und ob diese Structur jetzt selbstständig vererbt wird, oder ob sie, wie nicht unwahrscheinlich, zum Theil im Embryo durch functionelle Anpassung erworben werden kann, hängt allein von den speciellen Arten des Vorganges ab und ist für unseren gegenwärtigen Zweck ohne Bedeutung; für uns handelt es sich zunächst nur um die phylogenetische Entstehungsmöglichkeit überhaupt.

Zur speciellen Ableitung der Flossenstructur übergehend, wird es gut sein, nicht gleich mit den complicirten Verhältnissen dieser selber anzufangen, sondern zuvor einige analytisch einfache Fälle zu erörtern.

Ein Bindegewebsfaserlager aus „verwirrten" Fasern werde nach seinem „Ausgewachsensein," das soll heissen nach dem Aufhören seines selbstständigen, vererbten Wachsthumsvermögens (s. S. 348) einer immer in derselben Richtung wirkenden Zugbeanspruchung unterworfen. Alsdann werden blos die in den Richtungen des Zuges gelegenen Fasern voll beansprucht, die abweichend davon liegenden dagegen nach dem Cosinus ihrer Richtungsabweichung weniger, sodass die senkrecht dazu stehenden Fasern gar nicht gespannt werden. Unter unserer vorausgesetzten Qualität wird,

Digitized by Google

bei genügender Stärke des Zuges, Verdickung und Vermehrung der Fasern in der Richtung des Zuges auftreten; und das Gleiche wird vielleicht auch noch bei schrägen, nur wenig von dieser Richtung abweichenden Fasern, aber in geringerem Maasse stattfinden; bei weiter abweichenden Fasern aber wird dies ausbleiben, und die rechtwinkelig orientirten Fasern werden sodann entweder direct schwinden oder nach ihrem selbstständigen physiologischen Schwund nicht wieder regenerirt werden. So erlangen schon die günstigst gelegenen Fasern ein numerisches und functionelles Uebergewicht. Da sie immer stärker als die schrägen Fasern beansprucht werden, werden sie sich immer mehr vermehren und schliesslich den einwirkenden Zug allein auszuhalten vermögen. Damit sind dann auch die schrägen Fasern ganz ihrer Function enthoben uud müssen direct dem Schwunde anheimfallen.

So muss also schon in einem bereits fertigen Bindegewebslager aus beliebig geordneten Fasern bei „constanter" Zugrichtung eine der Beanspruchung entsprechende, functionelle Structur entstehen; und es bliebe dabei blos noch die Frage, ob innerhalb der Lebensdauer eines Individuums solches voll erreicht werden kann; diese Frage betrifft indess blos das [**146**] Quantitative und tangirt nicht das uns hier allein angehende rein Qualitative, Principielle des Geschehens; ich werde aber in dem angekündigten späteren Beitrag Beobachtungen über die Geschwindigkeit dieser Vorgänge mittheilen.

Findet die constant gerichtete Beanspruchung noch vor dem Abschluss der selbstständigen Lebens- und Wachsthumsfähigkeit des Bindegewebes statt, so wird Inactivitätsatrophie nicht vorkommen; wohl aber werden die in der Richtung des Zuges gelegenen Fibroblasten zu rascherem Wachsthum und zu rascherer Vermehrung angeregt werden, so wie auch wohl das Wachsthum aller noch nicht bestimmt gerichteten Fibroblasten in die Richtung des Zuges gelenkt und vielleicht schon ein wenig gerichtete Fibroblasten noch in die Zugrichtung umgelenkt werden können. Findet die constant gerichtete Beanspruchung schon von der Zeit der ersten Anlage des Organes aus noch nicht formal differenzirten Zellen statt, so wird das Wachsthum

Digitized by Google

aller Zellen von vorn herein in die Richtung der Function geleitet werden können und *es entsteht eine wunderbar zweckmässige „Identität der Wachsthums- und Spannungstrajectorien“*, welche dem Organ die seiner Beanspruchung entsprechende Structur verleiht.

Ist die Beanspruchung nicht vollkommen constant gerichtet, sondern variirt sie um eine am meisten beanspruchte Mittelage, so wird der Process der Ausbildung einer entsprechenden Structur verzögert, aber nicht aufgehoben werden. Es wird zunächst auf die eben scizzirte Weise eine derartige Anpassung eintreten, dass die Fasern blos noch in den beanspruchten Richtungen vorkommen, unter Schwund aller anders gerichteten Elemente. Aber dabei wird die Structurausbildung nicht stehen bleiben, sondern sie wird zu Gunsten der functionell bevorzugten Mittellage noch weiter schreiten, denn das functionelle Wachsthum aller Gewebe geschieht mit „Uebercompensation“, so dass ihre Bildungen höheren Beanspruchungen zu genügen im Stande sind, als diejenigen, durch welche sie ausgebildet worden sind. Sobald dies Stadium bei den Fasern der Mittellage erreicht ist, werden sie auch fähig sein, geringen abweichenden Beanspruchungen zu genügen und daher die besonderen dafür vorhandenen Fasern zum Theil ihrer Function berauben, sodass nur ein geringerer Theil derselben durch die Function seine Erhaltung findet.

Denn wie *alles einfache Geschehen* (von besonderen Vorrichtungen wie „Auslösungen“ also abgesehen) *an Quantitäten und damit an „Wirkungsäquivalente“ gebunden ist,* so auch die trophische Wirkung der functionellen Reize. Um ein Band von bestimmter Dicke neu auszubilden oder ein ererbtes nach dem Aufhören der embryonalen und postembryonalen selbstständigen Erhaltungsfähigkeit weiterhin zu erhalten, muss die Zufuhr einer gewissen Menge von lebendiger Kraft in Form des specifischen functionellen Reizes, also in Form von molecularer Erschütterung, und Anspannung für die Zeiteinheit nöthig sein; und, wenn in Zukunft dauernd blos die [**147**] Hälfte dieses Quantums von Kraft zugeführt wird, so wird die Stärke

Digitized by Google

des Bandes, entsprechend dem langsamen Stoffwechsel des Bindegewebes, zwar vielleicht sehr langsam, aber sicher zurückgehen und erst auf der Hälfte der früheren Dicke ein stabiler Zustand erreicht sein. Das ist eine einfache Nothwendigkeit, sobald überhaupt die Zufuhr von lebendigen Kräften, von Reizen, zur Erhaltung nöthig ist; wenn auch noch keine derartige *Aequivalentzahlen für das organische gestaltende Geschehen* durch Messung festgestellt sind.

Nach der Grösse der Uebercompensation in der Hauptbeanspruchungsrichtung und der Grösse der Bevorzugung dieser Richtung in der Function wird daher ein grösserer oder kleinerer Nachbarbezirk von Richtungen entspannt werden und ihre Fasern werden schwinden. Schwankt die Beanspruchung überhaupt nur innerhalb geringer Grenzen von der Mittellage und ist die Intensität der Beanspruchung dabei geringer als in Hauptrichtung, so werden blos Fasern dieser einen Richtung übrig bleiben; und somit wird durch das Moment der Uebercompensation eine Structur entstehen, wie bei einer Beanspruchung blos in dieser Richtung (s. S. 355—370).

Steigt die Beanspruchung des ganzen Gebildes und zwar so allmählich, dass keine *Ueberdehnung, welcher Atrophie folgen würde,* stattfindet, so werden allmählich die Fasern auch nach vollkommener Ausbildung der functionellen Structur weiterhin vermehrt werden und somit das ganze Organ entsprechend der stärkeren Function sich vergrössern, wachsen.

[Aber es ist nicht zu übersehen, dass die Sachlage sich noch erheblich complicirter gestalten kann. Ein Mal hat *nicht durch vererbte typische Bildungskräfte, sondern neu gebildetes,* oder an starke Spannung gewöhntes, zeitweilig *entspanntes Bindegewebe das Bestreben,* in der Faserrichtung *zu schrumpfen, bis es wieder gespannt ist,* wie man am Narbengewebe sieht; dabei wird es aber zugleich auch dünner und zwar um so mehr, je länger es dauert, bis durch die Schrumpfung wieder Spannung hergestellt ist (s. S. 559). Dies Moment kann, sofern es auch an dem durch functionelle Anpassung entstandenen Bindegewebe annähernd so stark ist, wie beim Narbengewebe, die Ausbildung functioneller Structur ausserordentlich stören, verzögern.

Digitized by Google

Zweitens schwindet dauernd wenig gespanntes Bindegewebe oft darum nicht, weil das Erhaltungsäquivalent geringer ist als das Bildungsäquivalent, das heisst, weil für die Erhaltung der Querschnittseinheit z. B. des Quadratmillimeters dichten Bindegewebes weniger functioneller Reiz in der Zeiteinheit nöthig ist, als für die Bildung durch diesen Reiz (s. Nr. 8, S. 408).

Drittens scheinen wie beim Knochen (s. S. 345) auch für das *Bindegewebe* an verschiedenen Körperstellen *verschiedene Bildungs- resp. Erhaltungscoefficienten* dieses Gewebes gezüchtet zu sein; desgleichen auch *verschiedene Schrumpfungscoefficienten* des Bindegewebes; letzterer ist z. B. ein sehr geringer für das subcutane lockere Bindegewebe, welches bei starker Schrumpfungsneigung an vielen Stellen, wo die Haut selten verschoben wird und wo die gelegentlich einwirkende Kraft zur Ueberdehnung desselben nicht ausreicht, die Haut fest auf der Unterlage befestigen würde. Dasselbe geht aus der Erhaltung lockerer Hautanhänge, freier Hautfalten bei Thieren und aus dem Vorkommen abnorm grosser, starke Falten bildender Flächenentwickelung der Haut beim neugebornen Menschen hervor.

Das *Bindegewebsleben in seiner Mannigfaltigkeit ist uns eben leider noch fast ganz unbekannt.*

Da wir in dieser blos theoretischen Abhandlung keine zeitliche Beschränkung gemacht haben, wird trotz dieser Einwendungen das Resultat schliesslich, je nachdem unter stärkerer Betheiligung des einen oder anderen Principes die Ausbildung der functionellen Structur sein können. Sofern es aber keine Vererbung erworbener Eigenschaften giebt, tritt eine weitere (s. S. 383 u. f.) gemachte Einschränkung in Geltung. Alsdann muss das Hauptgewicht für die Ausbildung der von W. Kükenthal (siehe oben S. 478) schon auf dem Stadium erster lanzettförmiger Anlage gefundenen Structur auf embryonale Uebung gelegt werden; und zu dieser Zeit, wo noch keine falsch gerichteten Fasern da sind und die Bildungsfähigkeit sehr gross ist, können schon die geringsten Biegungsreize durch Anregung gleich die Bildung der Fasern in den richtigen Richtungen veranlassen (s. S. 553). Sollte jedoch diese Structur bei

Digitized by Google

den jetzigen Thieren ohne Betheiligung der functionellen Anpassung entstehen, so müsste die Identität der Bildungsrichtung der Bindegewebsfasern mit den Spannungstrajectorien durch Keimplasmavariationen gezüchtet worden sein; und die functionelle Anpassung hätte blos als Mittel gedient, die alsdann vielleicht sehr lange dauernde Uebergangsperiode während der Periode der noch nicht selbstständigen Bildung zu ermöglichen.]

Auf Grund dieser Erörterungen sind wir nun im Stande, auch die Entstehung der complicirten Structur der Delphinflosse aus den vorausgeschickten, analytisch einfachen Fällen abzuleiten.

Denken wir uns dazu die Flosse zunächst schon aus einem der Dicke nach der Beanspruchung annähernd entsprechenden Polster gebildet, welches aus filzartig verwirrten Structurelementen hergestellt ist und die Flosse entsprechend der im functionellen Theile der Abhandlung gegebenen Schilderung zunächst rein auf „Biegung" beansprucht. Dabei wird die convexe Seite gedehnt, die concave comprimirt, beides mit nach aussen zunehmender Intensität und immer in den constanten, aus den Dickenverhältnissen und der Gestalt des Umrisses der Flosse sich ergebenden Richtungen. Längs dieser Richtungen der Kraft-s. Biegungslinien müssen also die vorhandenen Fasern vermehrt werden und zwar besonders an der Oberfläche des Organes; die abweichend gerichteten Fasern werden in dem Maasse, als ihnen dadurch die functionelle Beanspruchung entzogen wird, abnehmen, schwinden, sodass schliesslich keine anders gerichteten und keine in der Mitte der Dicke verlaufenden Zugfasern mehr vorhanden sind. Auf der Seite des Druckes werden alle in der Richtung der Zugfasern gelegenen Fasern in Längsrichtung comprimirt, also schwinden; [**148**] blos die rechtwinkelig dazu stehenden Fasern werden seitlich comprimirt und durch die Tendenz zur Verdickung des Organes an diesen Stellen zugleich gedehnt. Daher können hier schliesslich blos in letzterem Sinne gerichtete Fasern übrig bleiben. Die gleichzeitige Dehnung dieser Fasern kommt folgendermaassen zu Stande. Da blos die Primitivfibrillen durch Kittsubstanz direct quer verbunden sind, die so gebildeten primären Primitivfibrillen-Bündel aber untereinander

Digitized by Google

durch kein genügendes Bindemittel verbunden sind, so werden die aus ihnen gebildeten secundären Bündel bei der Seitencompression sich stark verbreitern, was eine Dehnung des betreffenden Durchmessers des Organes zur Folge hat; diese Dehnung wird ihr entsprechend gerichtete Fasern ausbilden. In Folge dessen müssen in der Druckschicht schliesslich zwei rechtwinkelig zu einander stehende Fasersysteme entstehen.

Diese zwei zusammengehörigen sich kreuzenden Fasersysteme folgen von einem beliebigen Puncte aus immer einer ganz bestimmten Linie, indem sie immer rechtwinkelig zu den Kraftlinien stehen müssen, da nur in solchen Linien reine Querdruck-Beanspruchung stattfindet; sie bilden somit Lamellen längs dieser Linien. Die specielle Richtung der Fasern innerhalb dieser Lamellen hängt von dem bestimmenden Zug an jeder Stelle ab, also von besonderen, im functionellen Theile der Abhandlung dargelegten Verhältnissen; nach diesen muss dabei die Ausgestaltung des Speciellen auf die bekannte Weise erfolgen.

Durch diese verschieden localisirte und verschiedenartige Beanspruchung auf Zug und Druck, verbunden mit der verschieden gerichteten Widerstands- also Functionsfähigkeit des Materials mussten somit entsprechend getrennte und gerichtete Faserschichten sich entwickeln, gesonderte Zug- und Druckschichten.

Es ergiebt sich weiterhin die Frage, wie diese beiden Arten Schichten bei alternirender Biegung nach beiden Seiten zu einander stehen müssen, da alsdann jede Schicht zeitweilig den Anspruch hat, die Oberfläche einzunehmen. Hierbei müssen folgende Factoren maassgebend sein. Die Druckschicht ist zugleich Zugschicht in rechtwinkeliger Richtung zur Oberfläche des Organes, denn sie muss die Verdickung hemmen, welche strebt, sie und ihre Theile von der convexen Schicht zu entfernen; deshalb muss sie stets unter der einen Zugschicht liegen und fest an sie geheftet sein. Da die Zugschicht aber bei alternirender Biegung bald auf dieser bald auf jener Oberfläche liegt, so mussten zwei Zugschichten entstehen und die Druckschicht musste die mittlere Schicht zwischen ihnen bilden. Functionell

Digitized by Google

betrachtet, liegt letztere aber stets an einer Oberfläche; denn die ausserdem vorhandene, an der concaven Seite liegende Längsfaserschicht kommt zur Zeit functionell nicht in Betracht; sie findet sich im Zustande widerstandsloser Erschlaffung, ja Compression [**149**].

Die im functionellen Theil eingehend besprochene Abscheerung zwischen den Drucklamellen wird, da sie am stärksten in der Richtung der Lamellen wirkt, den Lamellen parallele Verbindungsfasern ausbilden und, da mit der Biegung auch die Abscheerung abwechselnd in entgegengesetzten Richtungen erfolgt, mussten entgegengesetzt sich anheftende Fasern, also „Abscheerungsfaserpaare" entstehen.

So ist eine der Hauptbeanspruchung entsprechende functionelle Structur auf dem Wege der functionellen Selbstgestaltung herstellbar; und diese Structur wird bei der Fähigkeit der Uebercompensation auch seltener vorkommenden geringen Abweichungen des Gebrauches der Flosse zu genügen vermögen.

Die grössere Abweichung, welche durch die wellenförmig ablaufende Streckung entsteht, bewirkt, wie dargelegt, eine weitere, rechtwinkelig zur bisher besprochenen orientirte, aber nur wenig kräftige Biegungsbeanspruchung; diese Biegung veranlasst an der Oberfläche des Organes Zug in der Richtung der gebogenen Linien; deshalb konnte die ursprünglich wohl weniger fest mit dem Körper der Flosse vereinte und daher nicht in die Hauptbiegungsconstruction einbezogene Cutis, nach sufficienter Ausbildung der Hauptzugschichten, eine diesem zweiten Biegungszug entsprechende Faserung ausbilden; ausserdem werden auch die Enden der Lamellenfasern, welche schon mit den Lamellen diese Richtung haben gegen die Oberfläche des Organes hin in eine ihr parallele Richtung abgelenkt, weil dieser Zug ja der Oberfläche parallel wirkt und an der Oberfläche am stärksten ist.

Schliesslich musste durch die Tendenz des nach vorn Umbiegens der Flosse beim Schlag in's Wasser stets ein Zug an den die Flosse tragenden Wirbeln von der Flosse gegen die hintersten Wirbel ausgeübt werden und dem entsprechend ein weiteres Zugfasersystem sich ausbilden. Die genauere Richtung dieses Zuges ist im functionellen Theil entwickelt und ihr mussten die entsprechenden Fasern folgen.

Digitized by Google

Ebenso mussten an den Stellen, wo die andern Schichten sich gegen die mittlere zu verschieben tendiren, durch den Zug widerstandleistende Fasern entstehen, denn es ist eben die Natur der Bindegewebsqualität allem Zug, aller Entfernung der Theile durch Ausbildung von Bindematerial und durch nachträgliche Schrumpfung desselben zu widerstehen, die Bewegung gegeneinander zu verhindern, alles zu fixiren und ruhig gegeneinander zu stellen. Es bedarf überlegener und immer wiederholter Kräfte, um entgegen dieser Tendenz Beweglichkeit zu erhalten [oder direct der Züchtung anderer Bindegewebsqualität an bestimmten Stellen durch Personalauslese]; selbst bei den Gelenken Erwachsener tritt bekanntlich diese Schrumpfung ein, wenn ein [**150**] Gelenk längere Zeit nicht gebraucht, sondern in derselben Stellung erhalten wird; da schrumpft das Bindegewebe der Capsel an der Beuge- und Streckseite in Folge mangelnder Spannung und Dehnung soweit, bis es fest zwischen seinen Anhaftungspuncten ausgespannt ist, also in Spannung erhalten und durch dieselbe vor weiterer Schrumpfung (oder Inactivitätsatrophie?) gehemmt wird.

Welcher Grad von Fixation erreicht wird, hängt von der Qualität des Gewebes selber ab; und die Auslese unter den Individuen muss und wird immer sehr rasch den nöthigen „Bildungscoefficienten" züchten, welcher das Aequivalent zwischen functioneller Reizintensität bezw. Reizmenge in der Zeiteinheit und dadurch „erhaltbarer" Bindegewebsmenge bestimmt. Wäre der Coefficient zu klein, sodass bei der mittleren Spannungsintensität blos halb so viel Bindegewebe gebildet werde, als nöthig ist, so würden alle betreffenden Verbindungen im Körper zu schlaff sein und damit das Thier sofort eliminirt werden; wäre umgekehrt der Coefficient zu gross, so würde durch die Kraftmenge schon so viel Bindegewebe gebildet, dass alles zu sehr fixirt würde und der Träger dieser Steifheit an allen Verbindungen ebenso existenzunfähig wäre als vorher das Thier mit zu kleinem Coefficienten. Da diese Coefficienten gleich die ganzen Einrichtungen aller bezüglichen Organe des ganzen

Digitized by Google

Körpers oder wenigstens gleich ganze Gruppen betreffen, so werden sie also sehr energisch durch Personal-Auslese in zweckmässiger Weise gezüchtet; und so musste es auch mit dem Bindegewebe der so lebenswichtigen Schwanzflosse des Delphin der Fall sein, so dass gerade die nöthige Festigkeit der Flosse bei Abwechselung mit leichter Erschlaffung entstehen konnte.

Ob für die Flosse die Züchtung eines besonderen, von den übrigen bindegewebigen Einrichtungen des Organismus abweichenden Bindegewebsbildungs-Coefficienten nöthig war und so eine Mannigfaltigkeit derselben besteht, so wie wir wohl drei verschiedene Coefficienten für das Knochensystem jedes Säugethieres zu unterscheiden haben (s. S. 345), wird erst durch sehr schwierige messende Versuche zu bestimmen sein.

So haben wir die herrliche, wunderbare Structur der Flosse aus unserem Principe der trophischen Wirkung der functionellen Reize abgeleitet; und dasselbe hat sich als vollkommen zureichend erwiesen. Durch diese Leistung der Ableitung zahlloser, eigenartigster zweckmässigster Einzeleinrichtungen von einer einzigen Hypothese hat dieselbe nicht nur einen neuen Beweis ihrer grossen Leistungsfähigkeit gegeben, sondern damit zugleich auch eine neue sehr wesentliche Stütze erhalten.

Für die dargelegte Entstehungsweise der Structur durch „functionelle Selbstgestaltung“ [**151**] zeugt noch das Verhalten, dass in der Flosse thatsächlich keine weitere Widerstandsfähigkeit ausgebildet ist, als direct für die erwähnten Arten der Biegung nothwendig ist, und dass auch die formale Genauigkeit der Construction keine grössere ist, als die functionelle Selbstgestaltung herzustellen vermochte. Letzteres äussert sich trotz der im Principe hochgradigsten Vollkommenheit der Construction in allerhand Ungenauigkeiten in den Structurverhältnissen zweiter Ordnung in der Ausführung, welche bei Ausbildung durch ein selbstständiges Wachsthumsgesetz voraussichtlich nicht vorkommen würden; denn es ist von niederen Thiertypen z. B. den Diatomeen her bekannt, wie exact diese Gesetze das, was überhaupt in ihr

Digitized by Google

Gebiet fällt, herzustellen vermögen. Solche formalen Abweichungen sind: die unvollkommene Abgrenzung der Lamellen in der Fläche gegen einander, die gelegentliche Verschmelzung derselben, eben solche Ungenauigkeiten in der Ordnung der Papillenreihen der Cutis; und sie sind bei unserer Ableitung nothwendige Folgen der im Kleinen unregelmässigen Beanspruchung, insbesondere in Folge der Eigenbewegung des Meeres; während wir für unsere Ableitung bisher immer die See als vollkommend ruhend und die Bewegungen als blos von dem Thiere ausgehende angenommen hatten.

Weiterhin unsere Bindegewebsqualität in ihrer Thätigkeit verfolgend, sehen wir, dass die *„Structur" auch auf die „äussere Gestalt" des Organes zurückwirken* und auch sie „auf das Feinste" der durch die „groben" Formverhältnisse der Flosse bedingten Function anpassen kann. Wir hatten vorher die zweckmässige äussere Gestalt als gegeben angenommen und die zugehörige Structur als Folge derselben abgeleitet; und es kann widersinnig scheinen, nunmehr das Umgekehrte zu thun. Dies ist aber nicht richtig; vielmehr ist es *für das Organische charakteristisch, dass Alles in derartiger sich aneinander anpassender Wechselwirkung steht* und so durch fortwährende gegenseitige Correction *die grösste Harmonie zwischen Ganzem und Theil*, zwischen Grossem und Kleinen, zwischen Primären und Secundären hervorbringt, indem immer das zuerst Variirte das davon Beeinflusste zur entsprechenden Anpassung zwingt, und wenn diese ziemlich erreicht ist, das Secundäre rückwirkend das ursprünglich Primäre zu beeinflussen beginnt. Auf diese Weise stetiger Wechselwirkung wird endlich die so vollkommene innere Harmonie erreicht, welche es uns so erschwert, Primäres und Secundäres im Organischen zu unterscheiden.

Ein Beispiel solcher höchsten Vollkommenheit stellt unsere Flosse vor Augen, und wir sind im Stande, auch dieses Geschehen aus unserer Hypothese abzuleiten.

Aus der Form des Umrisses und der nach vorn und innen zunehmenden Dicke des Organes ergab sich bei Belastung je einer

Digitized by Google

ganzen Oberfläche die Art der Biegungsbeanspruchung und aus dieser die Biegungsstructur. Bei [**152**] dieser Function summirt sich die Beanspruchung nach vorn und innen, und die Schichten der Flosse werden durch Activitätshypertrophie dieser Beanspruchung entsprechend nach diesen Richtungen zunehmen, so lange bis der Quotient aus Beanspruchung und Bindegewebsmenge, welche beansprucht wird, allerorts derselbe ist und der gezüchteten Natur des Bindegewebes, also dem eben (S. 559) charakterisirten Coefficienten entspricht. Ist dies erreicht, so hat die Flosse überall die der Grösse und Gestalt des Umrisses entsprechende zweckmässigste Dicke; und es wird dies Stadium erreicht werden, auch wenn die ursprüngliche Dicke an einigen Stellen eine andere z. B. geringere wäre.

In diesem letzteren Falle erfolgt auch die Biegung zunächst in anderer Weise, und daher entsteht eine andere Structur; aber die Summation der Beanspruchung von aussen nach innen, von hinten nach vorn findet statt und wird die schwachen Stellen etwas verstärken. In dem Maasse, als dies geschieht, ändert sich die Biegung und ihre Structur; dadurch wird die Stärke der Beanspruchung noch mehr der ganzen Gestalt entsprechend und die Dicke wird weiterhin corrigirt; und das setzt sich so lange fort, bis die Gebrauchsweise der Flosse mit der specifischen „Gestalt" und der „Structur" der Flosse in vollkommener Harmonie sich finden; dann erst ist Harmonie, ist *„Gleichgewicht" zwischen Function und ausführender Gestalt und Structur und damit Stabilität erreicht.*

Man wird vielleicht doch geneigt sein, der Individualauslese einen grösseren Antheil an der Ausbildung der geschilderten Structur zuzuschreiben, als wir gethan haben, weil die Schwanzflosse ein für die Erhaltung des Thieres ungemein wichtiges Organ ist. Dagegen sei darauf hingewiesen, dass die **„Rückenflosse"** des Delphins, welche ich in gleicher Weise untersucht habe, eine ganz gleich vollendete, der Beanspruchung auf das Vollkommenste angepasste Structur besitzt, die aus Schichten rechtwinkelig zu einander stehender Fasersysteme von functionell bestimmter, wenn

Digitized by Google

auch einfacherer Krümmung gebildet wird. Es genügt für unseren Zweck, dies Endergebniss der Untersuchung anzuführen und darauf hinzuweisen, dass hier dieselbe höchste Vollkommenheit an einem Organ von nur sehr untergeordneter functioneller Bedeutung sich findet. Die Rückenflosse dient nur als eine Art dorsaler Kiel, schützt etwas gegen Drehung des Thieres um die Längsaxe, ist nicht activ beweglich, braucht daher nicht ihre Widerstandsfähigkeit zu verändern, bald möglichst zu verringern, bald mit dem Minimum von inneren Widerständen auf das Höchste zu erhöhen; und es wäre damit vollkommen ausreichend, wenn sie aus beliebig verlaufenden, sich verfilzenden Fasern gebildet wäre. Es würden dazu einige Bindegewebsfasern mehr oder die ganze Flosse etwas länger nöthig sein; aber bei dem geringen Stoffwechsel des Bindegewebes könnte dies nie einen so ausschlaggebenden Factor abgeben, um eine wunderbar vollendete und complicirte Structur durch Auslese aus beliebigen formalen Variationen zu züchten. So bietet die [**153**] Structur der Rückenflosse ein weiteres sehr gewichtiges Beweismittel für die Richtigkeit unserer Auffassung und unseres Bestrebens, die Entstehung der functionellen Structuren nicht von der Auslese aus beliebigen formalen Einzelvariationen, sondern von gezüchteten Gewebsqualitäten abzuleiten, welche in allen Verhältnissen das Zweckmässigste bis in das feinste Structurdetail von selber auszubilden vermögen.

Ich werde zu weiterem Beweise dieser Ansicht in einem späteren Beitrage noch die Structur des **subcutanen Fettkörpers** dieser Thiere den Lesern dieser Zeitschrift vorführen, da er, obgleich er keine weitere statische Function hat, als das Thier im Wasser schwimmend zu erhalten, in den ihn stützenden Bindegewebsfasern eine in ihrer Art ebenso vollkommene Structur besitzt, wie die geschilderte Structur der Delphinflosse.

Man darf nun aber nicht daraus, dass beim Delphin alle bindegewebigen Organe eine so wunderbar vollkommene Structur haben, den Schluss ziehen, dass der Delphin eine ganz besondere Qualität des Bindegewebes besitze, die den Landsäugern abgehe. Zu einer derartigen Folgerung ist bis jetzt keine Veran-

Digitized by Google

lassung vorhanden; nur finden sich bei den Land- bezw. Luftsäugern die Umstände, welche eine solche Structur zur Ausbildung gelangen lassen, nicht allenthalben so ausgeprägt vor; wo sie aber sich finden, da haben wir auch die entsprechende vollkommenste Structur [z. B. im Schwanze des Biber.] Dies soll gleichfalls in einer besonderen Abhandlung dargethan werden.

Es erübrigt nun noch die *Entstehungsursache der übrigen zur Flosse gehörigen Organe* auf die beiden Principien: Individualauslese und Partialauslese s. directe Anpassung zu vertheilen.

Die *Blutgefässe* entstehen normaler Weise stets in Abhängigkeit von den Organen, welche sich aus ihnen ernähren (siehe S. 304—328); und selbst für die erste Anlage und bestimmte Richtung der Hauptarterie des Organes wird in den meisten Fällen kein Zurückgreifen auf eine selbstständige embryonale Variation nöthig sein; sie kann sich vielmehr aus dem arteriellen Theil der ersten Capillarschlinge, welche die erste Anlage des Organes versorgt, ausbilden und diese selber wird in Anlage und Richtung gewöhnlich blos abhängig von dem Ort der ersten Anlage des Organes und von der Hauptwachsthumsrichtung desselben sein. Der Verlauf der übrigen Arterien des Organes entsteht dann rein in passiver Abhängigkeit von dem Wachsthumsgesetze des Organes. Die Weite und Wandungsstärke regulirt sich hämodynamisch (s. S. 319 u. 365) und ebenso entstehen die Venen in dem Capillarnetz zumeist functionell von selber an den Stellen geringsten Abflusswiderstandes (s. S. 134).

Da hier die Hauptarterien in der Mitte der mittleren Schicht, und [**154**] zwar in der Richtung des grössten Radiärbündels der äusseren Schicht verlaufen, so werden sie bei der Biegung nur in Längsrichtung comprimirt, nicht aber verengt. Die Venen verlaufen irregulär, aber stets in der äusseren Zugfaserschicht, also an Stellen, wo bei der Biegung stets auf der convexen Seite Vergrösserung des Raumes, somit Aspiration stattfindet, während auf der concaven Seite inzwischen Compression und damit die Entleerung des bei der vorhergehenden Biegung aspirirten Blutes sich

Digitized by Google

vollzieht. Damit stellen sich die Gefässe vollkommen unter das Princip der „functionellen Selbstgestaltung" des Zweckmässigen, und es braucht ihre Entstehung nicht auf selbstständige, neue gezüchtete Variationen zurückgeführt zu werden.

Die *sensiblen Nerven* des Organes angehend, kommen wir zu dem gleichen Resultate. Diese Nerven wachsen, wenn sie durchschnitten sind, stets centrifugal aus und stellen, nach Neurectomien selbst mehrere Centimeter langer Nervenstücke, die Verbindung mit dem abgetrennten peripheren Stamm wieder her, oder sprossen wohl auch selbstständig weiter und versorgen ein entnervtes Gebiet durch neue Nerven. Dies wird evident an transplantirten Hautstücken, z. B. bei künstlicher Nasen- oder Wangenbildung; der Operirte erhält allmählich die Empfindung in dem implantirten Theile wieder und zwar successive von der Peripherie des Stückes gegen das Centrum desselben fortschreitend. Ebenso haben Granulationen, welche Substanzverluste ersetzen, oft und manchmal sehr gesteigerte Empfindlichkeit. Diese Erscheinung ist blos möglich, wenn von den *Nerven* der Nachbarschaft aus *Sprossung in das implantirte Hautstück* stattfindet so lange, *bis dasselbe vollkommen mit Empfindungsnerven versorgt ist.* Wenn nun auch die Ursache des anzunehmenden schliesslichen Ruhezustandes, des Aufhörens der Nervensprossung sobald alles mit Nerven versorgt ist und Nervenbezirk an Nervenbezirk grenzt, unbekannt ist, so steht doch die Thatsache der Versorgung mit Nerven an sich ausser Zweifel. Es ist danach wohl nicht zu kühn anzunehmen, dass auch, wenn ein neuer physiologischer Theil am Organismus entsteht, die sensiblen Nerven, obgleich sie in diesem Falle nicht durchschnitten sind, ohne Weiteres in denselben hinein sich verbreiten, bis das ganze Organ damit versehen ist. Hat man doch auch in Geschwülsten gelegentlich Nerven und Empfindung gefunden, obgleich bei der Entstehung derselben wohl keine Nervendurchtrennung stattgefunden hat. Die Function solcher Empfindungsnerven in der Flosse ist freilich eine ungemein wichtige für die Controle der richtigen Ausführung

Digitized by Google

der befohlenen Bewegung. Schon überhaupt für die Erlernung zweckmässiger Bewegungen sind „controlirende Ausführungsgefühle" nöthig, um möglichst viel Merkzeichen für jede Bewegungsart und -Grösse zu haben und so die für einen bestimmten Zweck als angemessen befundenen Handlungen bei der Wiederholung möglichst [155] vielseitig an jedem Ort und in jedem Stadium der Ausführung controliren und danach auch rectificiren zu können. Besonders aber muss eine derartige Controle an dem in letzter Instanz bewegten Theile hierbei von Nutzen sein, da hier allein Gelegenheit ist, für jede feinste Bewegungsnuance charakteristische Ausführungsgefühle zu erwerben. Zugleich auch sind die sensiblen Nerven überall nöthig, um vorkommende Störungen dem Centrum zu notificiren und so Gebrauchsschutz oder sonstigen Schutz zu veranlassen. In diesem grossen Nutzen der sensiblen Nerven könnte man eine zureichende Züchtungsursache für die Ausbildung dieser Nerven auf dem Wege der Individualauslese erblicken; trotzdem aber ist es nach dem Nachweis einer vorhandenen Tendenz der sensiblen Nerven, überall hin zu sprossen, wo sie noch nicht ihres Gleichen antreffen, wohl nicht unerlässlich nöthig, auf diesen Umweg zu recurriren; sondern wiederum wird eine auf viel niederer Thierstufe gezüchtete nützliche Gewebsqualität im Stande sein, im vorkommenden neuen Einzelfall sofort die zweckmässige Specialeinrichtung von selber herzustellen.

Schliesslich die *Bewegungsorgane* betreffend, so musste die Verlegung von Muskelinsertionen an die letzten Schwanzwirbel, sowie der Uebertritt eines Theiles der Sehnenfasern in die Flossenflügel durch Auslese aus Variationen gezüchtet werden. [Das Feinere dieser Insertionen konnte dann durch directe Anpassung auf dem Wege innerer Umzüchtung durch functionelle Anpassung ausgebildet werden, siehe S. 353]. Die nöthige Länge und Dicke der Muskeln indessen konnte sich dann durch den Gebrauch von selber ausbilden: Für die Möglichkeit der Ausbildung der erforderlichen Muskelstärke durch functionelle Anpassung ist nach den bekannten Thatsachen kein besonderer Beweis mehr nöthig; für die Ausbildung der geeigneten Länge eines Muskels auf dem Wege der Selbstregulation durch

Digitized by Google

den Gebrauch, werde ich den Beweis demnächst wenigstens bezüglich des Menschen liefern (s. Nr. 8).

Die erste Erwerbung der zum Gebrauche der Flossenmuskeln nöthigen Communicationen von Ganglienzellen des Centralnervensystems durch Verbindungsfäden, die Coordinationen, werden sich wohl beim Delphin gleich wie bei uns (s. S. 367) rein von der functionellen Anpassung herleiten lassen. Unser Centralnervensystem ist bekanntlich in dieser Beziehung von einer fast unbegrenzten directen Anpassungsfähigkeit, sofern die Einübung schwieriger Bewegungscombinationen nur in früher Jugend begonnen wird.

Endlich ist die *Haut*, welche den ganzen Körper einhüllt, ein Organ, das sich immer der Unterlage anpasst und normaler Weise nie selbstständig wächst; selbst bei Missbildungen gehört ein selbstständiges Wachsen der Haut bei Defect der zugehörigen eingeschlossenen Theile zu den seltensten [**156**] Ausnahmen (s. S. 554), sodass auch schon für das normale Embryonalleben die Haut als blos in Abhängigkeit von den eingeschlossenen Theilen wachsend anzusehen ist. Demnach wird sie bei Ausbildung eines neuen oberflächlichen Organes durch functionelle Anpassung zum Mitwachsen genöthigt werden und so von selber den nöthigen Ueberzug liefern. Die von uns geschilderte Structur, welche sich in der Faserrichtung der Cutis der Flosse ausspricht, ist oben bereits aus dem Principe der Selbstgestaltung abgeleitet worden.

So haben wir denn zur Entstehung des ganzen äusserst complicirt und wunderbar zweckmässig gebauten Organes nur *sehr wenig primäre selbstständige Gestaltungsmomente*, welche durch die *Individualauslese* aus beliebigen Variationen herzustellen waren, als nöthig erkannt, nämlich die Bildung eines annähernd zweckmässig gestalteten Grundstockes des Organes und die Verlegung von Muskelinsertionen in dasselbe[1]). Alle weiter nöthigen Einrichtungen, Blutgefässe, Nerven, zweckmässigste Structur, feinere Ausbildung der zweckmässigen Gestalt,

1) Siehe auch: W. Kükenthal (Ueber die Anpassung von Säugethieren an das Leben im Wasser. Rede 1890, Zool. Jahrb. Bd. V. Abth. f. Syst. S. 377), welcher dieser Ableitung zustimmt.

Digitized by Google

entsprechende Länge, Dicke und Innervation der Muskeln und der Hautüberzug konnten alsdann von selber, d. h. zufolge der Qualitäten der Gewebe und vermittelt durch die Function ausgebildet werden. Wir erkennen daran den grossen Einfluss, welchen diese Principien auf die zweckmässige Ausbildung der Organe und damit der Organismen auszuüben vermögen, und sehen andererseits in der Möglichkeit, *alle diese Einrichtungen von der Einen Hypothese der directen trophischen Wirkung der functionellen Reize* abzuleiten, einen *neuen Beweis, dass diese Verallgemeinerung der functionellen Anpassung die das Wesen treffende, also wahre Verallgemeinerung ist.* Die bisher angenommenen Principien der functionellen Hyperämie und der besonderen trophischen Nerven vermögen keine functionelle Structur auszubilden, da ihre Wirkung nicht so fein, bis auf die Wachsthumsgrösse und Wachsthumsrichtung der einzelnen Zelle localisirt werden kann; sie können daher unserem Principe nicht als gleichwerthig für die Erklärung der functionellen Anpassung entgegengestellt werden, sondern sind, soweit sie überhaupt bei derselben in Betracht kommen, blos als secundäre Hülfsprincipien zu betrachten.

Zusammenfassung.

Es war unser Bestreben, ein bindegewebiges Organ zu finden, dessen Structur so complicirt und dabei so vollkommen an die specielle Function des Organes angepasst ist, dass die Entstehung dieser Structur nicht von einer zufälligen Indentität der Bildungen selbstständiger Wachsthumsgesetze mit den Erfordernissen der Function und ebensowenig von einer Tendenz „mechanischer Selbstordnung" der Fasern durch den Act der Function ab- [**157**] geleitet werden kann, Principien, auf welche man vielleicht die relativ einfachen Faserordnungen in den Fascien oder in dem Trommelfell, wenn auch meiner Meinung nach nicht mit Recht, zurückzuführen geneigt sein könnte.

Es galt also eine Structur zu finden, welche dasselbe für das Bindegewebe darstellt, wie die z. B. Oberschenkelhals-Structur für das

Digitized by Google

Knochengewebe, und welche daher gleich dieser ihre Entstehung nur der directen „functionellen Selbstgestaltung" des Zweckmässigen verdanken kann. Ein derartiges Princip, welches so feine Structur hervorbringen soll, kann, wie ich gezeigt zu haben glaube, in jedem Gewebe nur auf eine einzige Weise verwirklicht sein, nämlich blos dadurch, dass der specifische functionelle Reiz jedes Gewebes oder die Vollziehung der Function zugleich eine trophische, d. h. zur Hypertrophie resp. Hyperplasie anregende Wirkung hat, und dass im umgekehrten Falle, beim Fehlen dieses Reizes oder der Function, auf irgend eine, sei es directe oder indirecte Weise Schwund der Gewebstheile eintritt.

Es war in einer früheren Arbeit (Nr. 4) möglich gewesen, von dieser unterstellten Gewebsqualität ausser der „functionellen Structur" noch alle bekannten Erscheinungen des Lernens und der Uebung, sowie des Gegentheiles davon abzuleiten, und so eine einheitliche Theorie für das ganze Gebiet der „functionellen Anpassung" darauf zu gründen. Gegenwärtig sollte durch Auffindung einer so zweckmässigen Bindegewebsstructur und durch den Nachweis ihrer Ableitungsfähigkeit von unserem Princip demselben eine neue Stütze, ein neuer Beweis seiner Richtigkeit gegeben werden.

In der Schwanzflosse des Delphin fand sich, unserer Vermuthung gemäss, ein bindegewebiges Organ von durchaus gesetzmässiger, aber äusserst hochgradig complicirter Structur. Diese Flosse besteht in ihrem Grundstock aus drei Bindegewebsschichten, jederseits einer äusseren von bestimmt gebogenem, im Allgemeinen radiärem Faserverlauf und einer mittleren aus lauter Lamellen gebildeten, deren Lamellen sowohl rechtwinkelig zur Flächenausbreitung der ersteren Schichten, als in ihrem Verlauf auch zugleich allenthalben rechtwinkelig zu der so mannigfach gebogenen Faserrichtung derselben stehen. Die Lamelle selber besteht wieder aus zwei rechtwinkelig sich kreuzenden Fasersystemen, deren Verlauf an verschiedenen Stellen derselben Lamelle in typischer Weise variirt; und zugleich sind diese Lamellen noch in ganz bestimmter Weise durch ihnen parallel verlaufende Faserpaare untereinander verbunden. Schliesslich musste noch ein weiteres, gleichfalls zum Theil den Lamellen sich einordnendes Fasersystem unterschieden werden, welches durch eine besondere Beziehung zu den

Digitized by Google

letzten Gliedern der die Flosse stützenden Wirbelsäule den Charakter einer gewissen Selbstständigkeit erhält.

Es war nun die Frage, ob diese, besonders durch die eigenthümlichen Linienführungen mehr als für unseren obigen Zweck nöthig, complicirte [158] Structur auch unserer zweiten Forderung entspräche, ob sie der speciellen Function des Organs so vollkommen angepasst sei, dass sie mit dem aufgewendeten Materiale das Maximum an functioneller Leistungsfähigkeit verbinde, ob sie also eine „functionelle Structur" sei.

Zur Beantwortung dieser Frage musste zunächst die Functionsweise des Organes aus seiner äusseren Gestalt sowie aus den zugehörigen bewegenden Apparaten und den theoretischen Locomotionsbedingungen abgeleitet werden; und es ergab sich dabei zugleich eine besondere Art der Function, welche zu der auch bei den Fischen allgemein verbreiteten, wellenförmig über die Axe des ganzen Organes ablaufenden Biegung und Streckung noch eine selbstständige, ebenfalls wellenförmig verlaufende Bewegung der „Seitentheile" der Flosse als zweites Hauptmittel der Propulsion hinzufügt und so die ungewöhnlich grosse Breitenentwickelung der Schwanzflosse der Delphine bedingt und erklärt.

Nachdem als Hauptbewegung *κατ' ἐξοχήν* eine bestimmte Succession resp. Combination dieser beiden Bewegungsarten erkannt war, konnte daran gegangen werden, die daraus sich ergebenden Beanspruchungen der Widerstandsfähigkeit des Organes theoretisch abzuleiten. Um diese bei der Complicirtheit und Eigenartigkeit der Verhältnisse, sowie bei dem Mangel an grundlegenden Arbeiten der Physiker etwas schwierige Aufgabe zu lösen, musste die Geduld der Leser in hohem Grade in Anspruch genommen werden. Wir zerlegten diese complicirte Aufgabe in eine Reihe einfacherer Probleme, bezüglich deren es möglich war, trotz der mangelnden theoretischen Grundlage zu genügend sicheren Resultaten zu gelangen.

Mit dieser Analyse der Beanspruchung wurde allenthalben zugleich die Erörterung, wie derselben mit unserem eigenartigen Materiale am besten zu genügen sei, verbunden. Es war dabei aus einem faserig geformten und an sich „beschränkt" widerstands-

Digitized by Google

fähigen Materiale ein körperliches Gebilde mit „allartiger" Widerstandsfähigkeit zu erzeugen; im Besonderen war mit Fasern, welchen blos Zugfestigkeit in der Längsrichtung und Druckfestigkeit in dazu rechtwinkeliger Richtung eigen ist, *beim Fehlen* jeder beanspruchbaren Druckfestigkeit in Längsrichtung und *jeder Biegungsfestigkeit* ein Gebilde hervorzubringen, welches gerade diejenige Combination von Druck-, Zug- und Abscheerungsfestigkeit besitzt, durch welche allein *Biegungsfestigkeit hergestellt werden kann.* Diese Aufgabe wurde gelöst, indem wir immer die Fasern mit der Richtung der bezüglichen grössten Widerstandsfähigkeit in der Richtung der grössten abgeleiteten Beanspruchung legten; und es entstand so eine Structur, welche durchaus die Typen des in der Flosse gefundenen wiederholte. Danach galt es noch, die speciellen Verlaufsrichtungen dieser Beanspruchungen in einem so complicirt geformten und beanspruchten Organ, wie unsere Flosse es darstellt, zu ermitteln. Wir knüpften hierfür an die [**159**] von der Electro- und Hydrodynamik her geläufige Distinction von Kraft- und Niveaulinien an; und es gelang auch hier wiederum, trotz der fehlenden theoretischen Grundlagen, einen unseren Bedürfnissen genügenden Einblick in den nothwendigen Verlauf dieser Linien und damit auch unserer Fasersysteme zu gewinnen. So erzielten wir das wichtige Resultat, dass in der That die gefundenen mannigfachen *Verlaufsrichtungen der Fasern* in der Flosse *allenthalben den Richtungen „stärkster" Beanspruchung entsprechen,* dass somit die ganze Construction mit dem verwendeten Material das Maximum an Widerstandsfähigkeit leistet, oder dass umgekehrt die *geleistete Widerstandsfähigkeit mit dem Minimum an Material erreicht wird.* Die Flosse entspricht damit dem von uns sogenannten „Minimum-Maximumprincipe" und stellt damit zugleich eine *„functionelle Structur"* in unserem Sinne dar.

Diese Structur gleicht also an principieller Vollkommenheit der der Knochen des Menschen, da beide das theoretisch als Vollkommenstes erweisbare vollkommen darstellen. Aber an Complication musste die Structur der Flosse die Knochenstructur weit überragen,

Digitized by Google

sowohl wegen der grösseren Mannigfaltigkeit der Beanspruchung als wegen der geringeren Leistungsfähigkeit des Materials. In dem Knochen wird mit einem „allartig" und „allseitig" widerstandsfähigen Materiale ein „ebensolcher" Widerstand geleistet, während in unserem Organ fast dasselbe mit einem nur „beschränkt" widerstandsfähigen Materiale zu erreichen ist. Weiterhin soll bei der Flosse die *Widerstandsfähigkeit* auch noch *eine wechselnde, bald minimale, bald maximale* sein, und diese wechselnde Widerstandsfähigkeit soll *von dem Willen* des Thieres *abhängig* und in ihrem Ablauf über die Flosse stets dem jeweiligen localen Bedürfniss entsprechend sein. Auch dies Problem ist vollkommen und auf die einfachste Weise gelöst.

Nach der so gewonnenen Einsicht in die functionelle Bedeutung und Zweckmässigkeit der gefundenen Structur kamen wir zur letzten Aufgabe, zum Nachweis, dass eine derartige *wunderbar vollkommene Einrichtung,* welche *durch keine der bis jetzt erkannten Structuren organischer oder technischer Gebilde erreicht wird,* von dem einfachen Princip der trophischen Wirkung der functionellen Reize sich ableiten lässt, ihm ihre Entstehung verdanken kann und muss. Zur Unterscheidung und Abgrenzung des möglichen Antheiles der Auslese unter den Individuen nach Darwin, also des Antheiles der „Individualauslese" von dem Antheil der Auslese durch den Kampf der Theile, der „Partialauslese", welcher letzteren die functionelle Anpassung zugehört, war eine ausführlichere Auseinandersetzung nothwendig; während dagegen bezüglich der Zurückweisung der bisher zur Erklärung der functionellen Anpassung verwendeten Principien der functionellen Alteration der Blutzufuhr, sowie der besonderen trophischen Nerven auf eine frühere Widerlegung (Nr. 4) verwiesen wurde. Danach sollte nun das als das allein dem thatsächlichen [**160**] Geschehen entsprechende aufgefasste Princip an dem speciellsten und complicirtesten Falle geprüft werden; und es ergab sich, dass es in der That durchaus sufficient ist, die uns vorliegende höchste Vollkommenheit hervorzubringen. Indem wir uns bei dieser Ableitung rein an das Bekannte,

Digitized by Google

Wesentliche des Geschehens hielten, wurden wir durch unsere Unkenntniss der speciellen Physiologie des Bindegewebes, insbesondere darüber, welches alles die lebenden Theile desselben sind, ob und in welchem Maasse auch die Fibrillen selber assimilations- und somit activ wachsthumsfähig sind, nicht gehemmt. Weiterhin ergab sich sogar noch, dass unser Princip nach Ausbildung einer der „äusseren Gestalt" der Flosse entsprechenden *„Structur"* auch *rückwirkend auf die „äussere Gestalt"* einen zweckmässig gestaltenden Einfluss auszuüben vermag, und zwar dies so lange, bis beide, Structur und Gestalt, die höchste, dem von ihnen gemachten Gebrauche entsprechende Vollkommenheit erreicht haben, womit dann *Gleichgewicht zwischen Function und Substrat* hergestellt ist.

Somit waren zur vormaligen ersten Entstehung unseres Organes und zur Erreichung der höchsten Vollkommenheit desselben als neu nur grobe embryonale Variationen nöthig, welche überhaupt einen flossenförmigen Anhang herstellten und so der Individualauslese Darwin's Gelegenheit gaben, die besten äusseren Formen zu züchten. Danach vermochte die Partialauslese, unter Vermittelung der Thätigkeit der von uns supponirten und längst schon auf niederer oder niederster Wirbelthierstufe gezüchteten und bethätigten Bindegewebsqualität, die dem Gebrauche des Organes entsprechendste, im alten Sinne „zweckmässigste" Structur und feinere äussere Gestalt auszubilden.

Durch diese hohe Leistung unserer Hypothese von der trophischen Wirkung der functionellen Reize in so complicirten Verhältnissen erhalten wir einen neuen Beweis für ihre Richtigkeit, also dafür, dass sie die das Wesen treffende, wahre Verallgemeinerung der functionellen Anpassung ist.

Breslau, September 1882.

Digitized by Google

Erklärung der Figuren auf Tafel II.

Fig. 1. Schwanzflosse eines fast ausgewachsenen Braunfisches (Delphis phocaena). Umriss und Angabe der Hauptverlaufsrichtungen der Fasern der äusseren und der mittleren Schicht. 1/3 natürl. Grösse. Die beiden punctirten Linien an der Schwanzwurzel deuten den Verlauf von Hautfalten an.

Fig. 2. Gerader Durchschnitt längs der durch *a* und *b* bezeichneten Stelle der in Fig. 1 abgebildeten Flosse. Der Umriss ist Naturselbstdruck. Schematische Darstellung des Faserverlaufs innerhalb der Lamellen der mittleren Schicht, aber in der Weise, als wenn der Schnitt längs einer und derselben gebogenen Lamelle geführt wäre, während in einem geraden Durchschnitt die Fasern fortwährend endigen und nur in ihrer Richtung von anderen Fasern fortgesetzt werden.

Fig. 3. Umriss der Schwanzflosse eines fast ausgewachsenen Braunfisches mit Angabe der Wirbelsäule und des Faserverlaufs in der mittleren und äusseren Faserschicht. Natürliche Grösse.

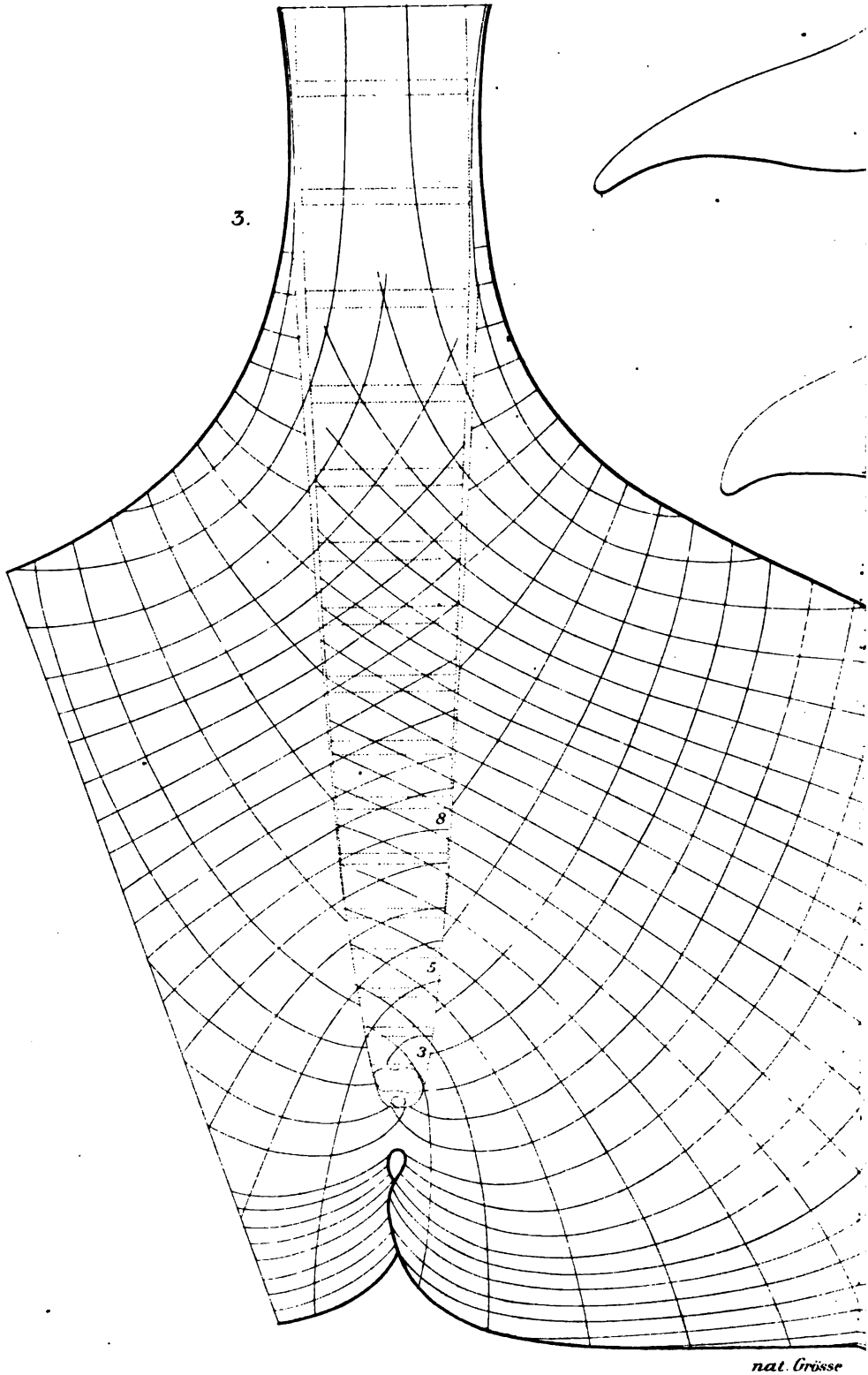
Fig. 4. Schwanzflosse eines 29 cm langen Embryo vom Zwerg- oder Vaagewal (Balaenoptera rostrata). Natürliche Grösse.

Fig. 5. Schwanzflosse des Embryo eines Vaagewals von 34¾ Zoll Länge, ungefähr 1/3 nat. Grösse. Hautfalten. Nach D. F. Eschricht, Zoolog. anat. Untersuchungen über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849. Bd. I. Tab. VII, C.

Fig. 6. Schwanzflosse eines trächtigen Vaagewals nach Eschricht, a. a. O. S. 78. Angeblich 1/34 nat. Grösse.

Digitized by Google

Digitized by Google

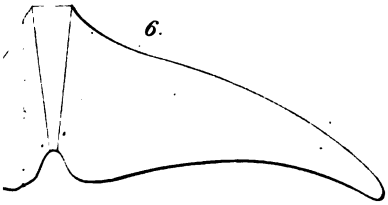


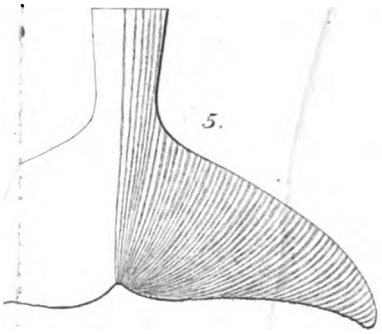
nat. Grösse

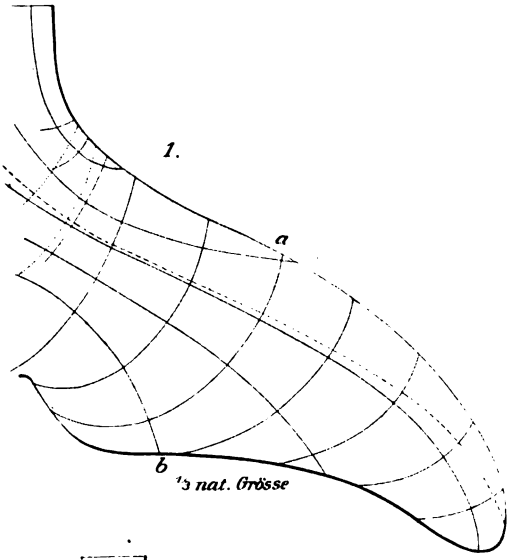
Verlag v. Wilh. Eng

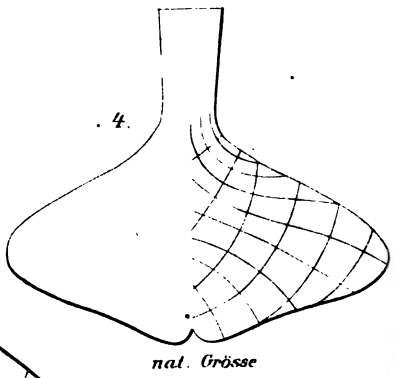
W. Roux del.

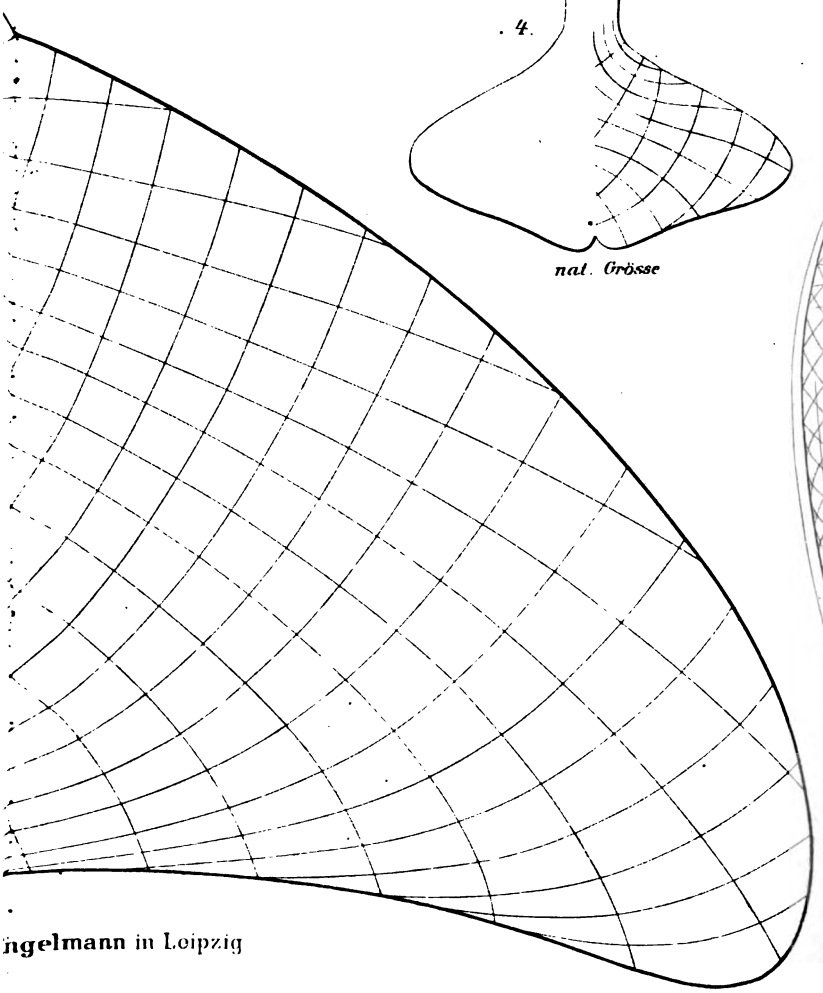
Digitized by Google

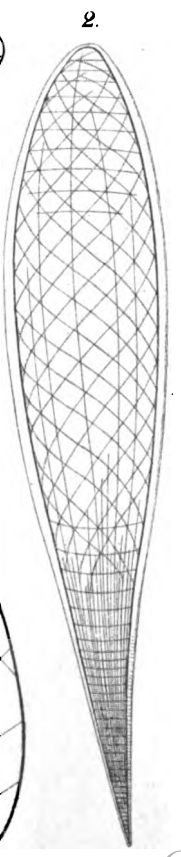












ngelmann in Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Nr. 8.

Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung.

II. Ueber die Selbstregulation der „morphologischen" Länge der Sceletmuskeln des Menschen.

1883.

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX. Bd. 1883.

Inhalt.

Seite

A. Thatsachen der Selbstregulation der Muskellänge 576
„*Relative Muskellänge*" 577
Technische Methodik 581
Nothwendigkeit dieser Selbstregulation 582
Vorkommen derselben 582
I. Bei Variationen der Muskeln 583
a) Rein topische Variationen: Verwerfungen 582
Gesetz der Congruenz oder stetigen Aenderung der beiden Abgrenzungsflächen des Fleisches jedes Muskels 583
„*Verlaufslinie*" der Muskeln 584
b) Functionelle Variationen: sogen. Muskelvarietäten . . . 587
Drei Gesetze der Aenderung der Muskelfaserlänge 588
Gesetz der *verschiedenen „relativen Länge" der Muskeln* 588
Verzeichniss der gemessenen Muskelvarietäten 591
Folgerungen:
Regulation der Sehnenlänge 596, 614, 616
Entstehung der *Fiederung* 596, 621

Digitized by Google

Seite
II. Bei „Beschränkung" des Verkehrsterrain der Gelenke 597
a) Regulation des Pronator quadratus 598
Beschränkung der Streckung 599
Beschränkung der Verkürzung 600
Anpassung der Muskellänge:
1. durch Zurückbleiben im Wachsthum 603
2. durch „Schrumpfung" 605, 615
3. Durch sehnige Atrophie des Muskels 605, 613
Bestimmung der Constanten des unteren Radio-Ulnar-Gelenkes 605
b) Regulation der langen Rückenmuskeln bei Kyphosis 616
Sehnige Metamorphose der Muskelfaserenden 616
Sehnenverlängerung durch Wachsthum 622
III. „Morphologischer" Ausdruck der Muskellänge u. ihrer Regulation 623
B. Theorie der Selbstregulation der morphologischen Länge und Dicke der Muskeln 626
Unabhängigkeit der Regulation der „Länge" und „Dicke" von einander 627
Gesetz der dimensionalen Activitätshypertrophie und Inactivitätsatrophie 631
Insufficienz früherer Erklärungen 632
Neue Erklärung 635
a) Regulation der einzelnen Muskelfaser 635
Gleichgewicht zwischen Function und Organ:
Bildungsgleichgewicht, Erhaltungsgleichgewicht . 636
Ableitung der dimensionalen Activitätshypertrophie 637
Ableitung der dimensionalen Inactivitätsatrophie 639
Trophische Wirkung irradiirter Impulse: 647
auf nicht gebrauchte Muskeln, auf Muskelvarietäten 648
Allobiosis atrophischer Muskelsubstanz 648
b) Regulation von Muskelfasergruppen 648
C. Gestaltender Antheil der „züchtenden Theilauslese" im Organismus 651
Qualitative Anpassung durch innere Umzüchtung: an chronische Vergiftungen, an Nahrungsmangel 656
Zusammenfassung 658

A. Thatsachen.

Schon Borelli[1]) erkannte, dass ein Muskel eine Last cet. par. um so höher heben kann, je länger er selber ist. Damit war ein gewisses Verständniss der ungleichen Länge der verschiedenen Muskeln

[1]) J. A. Borelli. De motu animalium. 1685.

Digitized by Google

des Körpers angebahnt. Aber erst EDUARD FR. WEBER[1]) wies nach, dass das Verhältniss der Grösse der Verkürzungsmöglichkeit zur maximalen Länge jedes an den Scelettheilen befestigten Muskels für alle eingelenkigen Muskeln des Körpers fast das Gleiche sei; sodass also den Muskeln eine „functionell" bestimmte Länge zukommt, [die ich als „*relative Muskellänge*" bezeichnen will (s. S. 591)[2])]. Die von ihm gefundene Mittelzahl drückt sich darin aus, dass ein Muskel im Zustande seiner maximalen, von [**359**] den Gelenken gestatteten Dehnung etwa noch ein Mal so lang ist, als im Zustande grösster von den Gelenken gestatteter Verkürzung oder dass ein Muskel Gelegenheit habe, sich um etwa 50% seiner von den Scelettheilen gestatteten maximalen Länge zu verkürzen. Die gefundenen Zahlen schwankten für eingelenkige Muskeln nur zwischen 47 und 62% Verkürzungsgrösse.

War damit nachgewiesen, dass es eine ziemlich genau functionell bestimmte normale Muskellänge giebt, so war auch zugleich die Möglichkeit gegeben, nun weiterhin zu fragen, wie sich der Muskel in Bezug auf seine Länge verhält, wenn die Beweglichkeit der Gelenke sich ändert; ob er vielleicht blos die nöthigen passiven Veränderungen erfährt, oder ob eine „morphologische" Regulation der Länge sich in der Art kundgiebt, dass einige Zeit nach der Aenderung der Beweglichkeit der Muskel unter vollkommener Anpassung an die neue Bewegungsgrösse wieder den früheren Verkürzungscoefficienten erlangt. (Weiteres s. S. 623.)

Dem Chirurgen ist es eine geläufige Erfahrung, dass die Muskeln sich in hohem Maasse an wiedererlangte oder erst nachträglich erlangte grössere Beweglichkeit der Gelenke anzupassen vermögen, dass sie

[1]) ED. FR. WEBER. Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern der Muskeln im Allgemeinen. Berichte über die Verhandlungen d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1851. S. 64—86.

[2]) Es handelt sich also hier wie in der nachstehenden Abhandlung nicht um die Länge der einzelnen elementaren Muskelfasern, sondern um die Länge der contractilen Substanz zwischen Ursprungs- und Ansatzpunct; in diesem Sinne wird hier von „Fleischfasern" oder „Muskelfasern" gesprochen, ohne Rücksicht darauf, ob diese Länge aus einer oder mehreren microscopischen Fasern zusammengesetzt ist.]

Digitized by Google

nach der Operation von Ankylosen, veralteten Luxationen, Klumpfüssen etc, fähig werden, die Bewegungen in dem wünschenswerthen Maass auszuführen. Aber über die morphologischen Veränderungen, welche vielleicht dieser Anpassung zu Grunde liegen, sind nur wenige Untersuchungen angestellt worden.

A. Fick[1]) äusserte meines Wissens zuerst den Gedanken, dass die Muskeln einer wirklichen Selbstregulation ihrer Länge im Sinne des Weber'schen Gesetzes fähig seien, und er behauptete diese Selbstregulation zugleich auch für die Herstellung der normalen Muskellänge. Er nahm an, dass das durch das Weber'sche Gesetz bestimmte Verhältniss zwischen grösster und kleinster Länge „nicht im organischen Bildungsplan unmittelbar, sondern in dem Gesetz der Ernährung begründet ist." Dieses Ernährungsgesetz liess er von der Functionsgrösse abhängig sein. Diese geniale, den Auffassungen der Zeit weit vorauseilende Idee, suchte er gemeinsam mit Gubler nun aber durch ein Untersuchungsmaterial zu stützen, welchem theils schon [360] principiell, theils in der Art, wie es geboten ist, eine Beweiskraft nicht zuerkannt werden kann. Dieser Umstand ist wohl als die Veranlassung anzusehen, dass die in ihrem Ideengehalt so bedeutsame Arbeit der Vergessenheit fast ganz anheimgefallen ist und keine Früchte getragen hat. A. Fick und Gubler glaubten, die Selbstregulation der Muskellänge in normalen Verhältnissen beweisen zu können, ein Mal, indem sie etwas genauer als Weber darthaten, dass innerhalb jedes Muskels alle Faserbündel trotz grosser Schwankungen ihrer absoluten Länge dieselbe relative Länge, im Sinne des Weber'schen Gesetzes haben.

Aus diesem Verhalten folgt aber nichts für die Herstellung der Längen durch Selbstregulation; denn wenn so viele feine, constante und zweckmässige Formenbildungen im Embryo vor sich gehen, ehe die Function eintritt, wie z. B. die Ausbildung der Sinnesorgane, der Geschlechtsorgane, so ist keine Veranlassung, die Unmöglichkeit der gleichen Herstellung anderer normaler Bildungen zu behaupten.

[1]) A. Fick: Ueber die Längenverhältnisse der Sceletmuskelfasern. Aus der Inauguralabhandlung der Herrn Dr. Gubler mitgetheilt von A. Fick. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, 1860, Bd. VIII, S. 251—264. Ferner: Gubler, Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern einiger Muskeln. Zürich, diss. inaug. 1860.

Digitized by Google

Eher könnte vielleicht die zweite Methode dieser Autoren als für ihren Zweck geeignet betrachtet werden. Sie nahmen an, dass die Embryonen in Folge von der Raumesbeengung im Mutterleibe die von den Gelenken gewährte Bewegungsmöglichkeit nicht erschöpfen könnten und daher durch Selbstregulation Muskeln ausbilden müssten, welche bei der Messung gleich nach der Geburt in Folge der jetzt gestatteten Erschöpfung der Beweglichkeit sich als relativ zu kurz erweisen, bald aber durch Uebung die nöthige Länge erlangen müssten. Sehen wir von der Hypothese über die Gelenkbildung, welche diese Vermuthung einschliesst ab, so hätte diese Vermuthung eine gewisse, wenn auch nur geringe Beweiskraft erhalten können, sofern die thatsächliche Richtigkeit derselben sicher bewiesen worden wäre. Die Autoren begnügen sich aber mit an vier Kindern verschiedenen Alters angestellten Messungen, deren Resultate zwar in einer Reihe liegen, welche nach dem Verkürzungscoefficienten des Erwachsenen hinläuft, aber dabei selber blos um die Hälfte der Untersuchungsfehlerbreite ihrer Messungen auseinander liegen. Um aber etwas vollkommen innerhalb der Fehlerbreite Liegendes festzustellen, sind sehr zahlreiche Untersuchungen nöthig; ich vermag daher den wenigen mitgetheilten Angaben eine das thatsächliche Verhalten feststellende Bedeutung nicht zuzuerkennen.

Nach Fick sprach sich W. Henke[1]) bei Betrachtung der [**361**] abnorm grossen Beweglichkeit der sogenannten Kautschoukmänner für die Wahrscheinlichkeit der Verlängerung der Muskeln durch Uebung aus, in derselben Arbeit, in der er zugleich für andere Muskeln die Insufficienz der Länge vieler zwei- und mehrgelenkiger Muskeln für die gleichzeitige Erschöpfung der von den mehreren Gelenken gestatteten Beweglichkeit darthat. Henke hat also selber aus dem zuletzt angedeuteten Verhalten nicht auf einen Mangel an Regulationsfähigkeit, sondern blos auf einen Mangel an Uebung geschlossen; und in demselben Sinne ist wohl auch die Arbeit Hueter's[2]) über das gleiche Thema aufzufassen.

[1]) W. Henke. Studien und Kritiken über Muskeln und Gelenke. IV. Ueber Insufficienz der Länge der Muskeln für den Spielraum der Gelenke und über Kautschoukmänner. Henle u. Pfeufer, Zeitschr. f. rat. Medicin. Bd. 33. 1868. S. 141—146.

[2]) C. Hueter. In Betreff der Längeninsufficienz der Muskeln. Virchow's Archiv f. path. Anat. u. Physiol. Bd. 46. 1869. S. 37—52.

Digitized by Google

Diesen Autoren schliesst sich J. Guérin an, welcher direct Messungen an verkürzten Muskeln vorgenommen zu haben scheint und nach Marey's Angaben unsere Regulation schon als sicher bewiesene Thatsache betrachtet. Marey[1]) erwähnt, leider ohne Literaturangabe, Befunde J. Guérin's, dass beim Klumpfuss entsprechend der Verminderung der Beweglichkeit die contractile Substanz der Wadenmuskeln sich an Länge vermindere, und dass die Sehne deren Platz einnehme. Die Wadenmuskeln sind aber bei der Kleinheit ihrer Fasern und der Länge ihrer Sehnen, zumal aber wegen ihrer grossen Dicke sehr ungeeignete Objecte zu solchen Messungen, wie wir später erkennen werden; und da die erfolgreiche Klumpfussbehandlung gewöhnlich mit der Tenotomie der Achillessehne verbunden ist, so werden Sehnenmessungen in diesem Falle keinen Schluss auf eine Vergrösserung der Sehne auf Kosten des Muskels gestatten lassen. Die Untersuchungen Guérin's finden sich auch nicht in den deutschen und englischen Monographien über Klumpfuss und ebenso wenig in C. Hueter's „Klinik der Gelenkkrankheiten" citirt und verwerthet. Guérin[2]) selbst giebt in einer jüngsten Mittheilung vom vorigen Jahre diese Literaturquelle nicht an, erwähnt aber, dass er schon im Jahre 1835 nachgewiesen habe, dass die Tenotomie dem Muskel seine normale Länge und Spannung wiedergebe und dass nach einigen Monaten die Muskeln wieder normal seien.

[**362**] Danach wird es nicht überflüssig sein, die wichtige Frage der Selbstregulation der „relativen Muskellänge" noch einmal zu behandeln, an geeignetem Materiale zu prüfen[3]) und danach nach ihrer morphologischen Grundlage (s. S. 623) zu forschen.

Auf Selbstregulation können wir blos in zwei Fällen mit Sicherheit schliessen; entweder unter Beobachtung einer Variabilität, in welcher directe Anpassung an Neues, nicht im Voraus Normirtes

---

1) E. I. Marey. La machine animal. 2me Edit. Paris 1878. S. 101.

2) I. Guérin. Sur le caractère physiologique de la contraction tendineuse. Compt. rend. 27. Févr. 1882. T. XCIV. Paris S. 567.

[3]) Gleichzeitig mit dieser Schrift erschien eine gründliche Untersuchung H. Strasser's über dasselbe Thema (Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Anpassung. Stuttgart 1883. 115 S.) Beide Arbeiten haben zu denselben Ergebnissen geführt, soweit ihr Untersuchungsgebiet dasselbe ist.]

Digitized by Google

sich bekundet, oder ohne solche Variabilität dann, wenn nachweisbar ist, dass die vorhandene zweckmässige Einrichtung bei ihrer ersten phylogenetischen Entstehung nicht durch Auslese aus zufälligen Variationen züchtbar gewesen sein kann. Letztere Methode ist indessen sehr schwierig und nur in den seltensten Fällen beweiskräftig, obgleich ich erst vor Kurzem in dem ersten dieser Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung sie zu verwenden in der Lage war. Ausserdem besagt sie nichts über die gegenwärtige ontogenetische Wiederholung der ursprünglich durch „functionelle Selbstgestaltung des Zweckmässigen" entstandenen Einrichtungen. Ontogenetisch entstehen dieselben vielleicht jetzt ohne Function, rein zufolge der Vererbung [also der Beschaffenheit des Keimplasma (s. S. 203).]

Vor der Mittheilung der eigenen Untersuchungen sei noch das Technische ihrer Methodik mit ein paar Worten erörtert. Das Instrumentarium besteht aus einigen schmalen stählernen Bandmaassen von 10, 20 und mehr Centimeter Länge, aus einem verstellbaren Winkel mit langen Branchen, einem entsprechend grossen Transporteur und schliesslich aus rechtwinkelig geknickten Spitzen feiner Insektennadeln. Die letzteren dienen, um die Enden der präparirten Muskelfaserbündel an der Sehne zu markiren. Die Ausführung solcher Muskelmessungen erscheint dem Anfänger leicht, gehört aber gleichwohl, wenn man zuverlässige Resultate erstrebt, zu dem Schwierigsten der Messungstechnik. Der Fehlerquellen sind viele und bei jedem Muskel andere, so dass man sich an jeden Fall erst durch mehrmalige Wiederholung der Messung unter Neuerzeugung aller das Resultat beeinflussenden Verhältnisse anpassen, sich ganz mit der Natur des jeweiligen Objectes vertraut machen muss, ehe constante Resultate hervortreten. Die am schwierigsten zu eliminirende und in ihrer Grösse abzuschätzende Fehlerquelle beruht auf unserer Unkenntniss der genauen Gestalt des ad maximum verkürzten Muskels; deshalb sind wo möglich die wenigen Fasern aufzusuchen, welche voraussichtlich beim Acte der Function vollkommen gerade

Digitized by Google

bleiben. Es ist nöthig, eine sehr grosse Anzahl erster Messungen zu cassiren.

Die Vermuthung und das Suchen nach einer Selbstregulation [**363**] der Muskellänge hatten ihren Ausgangspunct bei mir in dem Bestreben, *den Etat des durch vererbte localisirte Selbstdifferenzirung* [also *durch Evolution*, s. II, S. 5 u. 19] im Embryo *Herzustellenden möglichst zu entlasten* und, wenn ich es gestehen darf, auch in einem gewissen Misstrauen gegen die Vollkommenheit des auf diese Weise Gewordenen; denn da das Längenwachsthum der Knochen kein vollkommen selbstständiges, rein vererbtes, sondern in hohem Maasse von der Nahrungszufuhr und von dem Gebrauche der Knochen abhängiges ist, so würde ein selbstständiges, von vorn herein fest normirtes Längenwachsthum der Muskeln zu vielen Unzweckmässigkeiten führen. Dazu kamen noch Beobachtungen von zahllosen kleinen Varietäten an jedem sonst normalen Muskelindividuum, durch welche, obwohl sie dazu mechanisch leicht geeignet schienen, die Ausbildung der normalen Muskellänge jedoch nie gestört worden war.

I. Regulation der „relativen Muskellänge" bei Muskelvarietäten.

a) Die erste Art von Muskelvariationen, welche in gewissem Sinne für Selbstregulation der Muskellänge zu sprechen scheint, besteht in rein topischen Variationen bei Constanz der functionellen Verhältnisse, also bei normalem Ursprung und Ansatz: *Verwerfungen von Muskelfasern* auf der „normalen Verlaufslinie", d. i. auf der Verbindungslinie des normalen Ursprung- und Ansatzpunctes.

Betrachtet man einen flächenhaften Muskel, etwa einen der breiten Rückenmuskeln, z. B. den M. cucularis, so tritt der allgemeine Verlauf der Länge der Muskelfaserbündel, wie sie vom Kopfe nach dem Schulterblatt ab-, dann weiter abwärts wieder zunimmt auf den ersten Blick hervor. Richtet man das Auge auf die Grenzlinien der rothen Muskelbündel gegen die atlasglänzenden Sehnenplatten, so

Digitized by Google

treten zackige Linien hervor, welche in der Regel schon an den beiden symmetrischen Organen desselben Individuums erheblich von einander verschieden sind, und welche noch mehr bei jedem Individuum anders sind, als bei dem anderen. Vergleicht man dagegen die beiden Grenzlinien desselben Muskelindividuums mit einander, so zeigt sich sofort eine hochgradige Uebereinstimmung zwischen denselben. Greift z. B. die Ursprungssehne mit einer tief einschneidenden silbernen Zacke in das Roth des umgebenden Muskels über, so findet am anderen Rande ein gleiches zackenförmiges Uebergreifen des rothen Muskels in die weisse Insertions-Sehnenplatte statt und umgekehrt. Misst man diese beiderseitigen Zacken der Reihe nach am ganzen Muskel, so sind die einander entsprechenden Vorsprünge und Einschnitte beider Seiten entweder einander vollkommen gleich hoch, oder der Unterschied ist ein nur sehr geringer und dann, über weitere Strecken hin verfolgt, „stetig" zu- oder abnehmender.

Betrachten wir einen parallel-faserigen Muskel, bei welchem diese einander entsprechenden, in Ort und Höhe atypisch wechselnden Zacken, wie etwa [**364**] beim M. rhomboid. maj. beiderseits gleich hoch sind, so erkennen wir, dass in diesem Falle die beiden Abgrenzungsflächen des Muskelfleisches gegen die Sehnen sich einander wie Petschaft und Abdruck gleichen. Die Bedeutung dieser „Congruenz der Abgrenzungsflächen des Muskelfleisches" für die Länge der parallelen Muskelfaserbündel besteht in der vollkommenen Constanterhaltung der Länge sämmtlicher Fleischfasern trotz beliebiger Verwerfung der letzteren gegeneinander auf der durch den Ursprungs- und Insertionspunct bezeichneten Linie. Bei Convergenz der Muskelfasern ist natürlich eine Congruenz der beiden Abgrenzungsflächen nicht möglich, sie entsteht aber, sobald man die Fasern parallel ausbreitet oder als Ordinaten auf gleiche Abscissen aufträgt.

Weichen dagegen die extrem gelagerten oder auch schon einander näher liegende Muskelfaserbündel an Länge messbar von einander ab, wie es in den meisten Muskeln der Fall ist, so sind die Abgrenzungsflächen des Muskelsfleisches natürlich nicht congruent und auch nicht durch eine andere Anordnung congruent zu machen;

Digitized by Google

aber die Abweichung derselben von einander bis zu den gemessenen Puncten hin ist eine ganz allmähliche, continuirliche, nie sprungweise und sie steht dadurch in Harmonie mit der continuirlichen Ausdehnung und daher stets allmählichen Aenderung der Ursprungs- und Insertionsflächen der Muskeln, welche nie eine sprungweise Vergrösserung der Hebelarme und damit der Verkürzungsmöglichkeit neben einander sich ansetzender Muskelfasern möglich macht.

Das Weber'sche Gesetz der einheitlichen functionellen Faserlänge jedes Muskels ist bei der Grösse der Untersuchungsfehlerbreite nur innerhalb sehr weiter Grenzen feststellbar und festgestellt; durch unser „Gesetz der *„Congruenz" oder „stetigen" Aenderung der* beiden *Abgrenzungsflächen* des Fleisches jedes Muskels" aber erhält es eine bedeutende Verschärfung; denn wenn wir jetzt zwei die extremen Puncte der Hebelarme bewegende Faserbündel möglichst genau gemessen und in ihrer procentischen Verkürzungsgrösse gleich gefunden haben, so ist damit dasselbe zugleich auch für alle dazwischen liegenden Bündel sicher zu erschliessen, da wir wissen, dass in dem Muskel keine sprungweisen Veränderungen der Faserlängen, sondern nur allmähliche Ueberführungen von den Extremen zu einander vorkommen, ganz entsprechend der „stetigen" Veränderung der Hebelarme.

Die Regel lässt sich kurz fassen: „Nebeneinander entspringende und inserirende Muskelfasern sind entweder absolut gleich lang oder, bei Aenderung der Hebelarme, nur um ein sehr Kleines (Differential) an Länge unterein- [**365**] ander verschieden. Im letzteren Falle ist die Zu- oder Abnahme der Muskelfaserbündel nach jeder Richtung eine continuirliche und in ihrer Grösse durch das Weber'sche Gesetz bestimmte. Diese Längenverhältnisse erfahren keine Aenderung durch „Verwerfung" der Muskelfasern auf der „Verlaufslinie" d. i. auf der Verbindungslinie des Ursprungs- und Insertionspunctes.

Die Verwerfungen sind manchmal sehr beträchtlich und können so weit gehen, dass Muskeln, welche normal blos Eine Sehne haben,

Digitized by Google

total oder blos in einigen ihrer Bündel zwischen zwei Sehnen gelagert sind oder auch den Platz von Sehne und Muskel vollkommen verwechseln, wie dies beim Pronator quadratus, beim Palmaris longus und anderen Muskeln nicht selten beobachtet wird und schon wiederholt beschrieben ist.

Der Umstand aber, dass bei diesen beliebigen Verwerfungen einzelner Muskelfaserbündel oder der ganzen Muskeln die Länge derselben nicht im geringsten alterirt wird, lässt erkennen, dass die Fähigkeit zur Ausbildung der nöthigen Muskellänge nicht an eine bestimmte „Oertlichkeit" gebunden, nicht topisch bestimmt ist; und insofern kann man wohl vermuthen, dass sie vielleicht durch eine Art „Selbstregulation" an jedem „Orte" sich in der der Function entsprechenden Weise ausbilde.

Aber es kann dagegen der Einwand gemacht werden, dass jede typische Muskelfaser von vornherein die geeignete Wachsthumskraft zur Ausbildung der nöthigen, der Beweglichkeit ihrer fest normirten beiden Anheftungspuncte entsprechenden Länge durch Vererbung mit erhalten habe, und dass sie in der Bethätigung dieses Vermögens durch eine Verlagerung auf der Verbindungslinie dieser Puncte nicht gestört zu werden brauche.

Die Annahme, auf welcher dieser Einwand beruht, ist die feste Normirung zusammengehöriger Anheftungspuncte und der passenden Längenwachsthumskraft der sie verbindenden Muskelfasern. Diese fest vererbte und normirte dreifache Zusammengehörigkeit ist an sich nicht sehr wahrscheinlich, und sie liesse sich leicht widerlegen, wenn man die nächste mögliche Art der Muskelvariabilität beobachtet und feststellt, dass von den einander entsprechenden normalen Ursprungs- und Insertionsflächen eines Muskels nicht immer jederseits dieselben Puncte mit einander durch die Muskelbündel verbunden werden, dass gleichwohl aber die Muskelfasern die der so bedingten Function entsprechende Länge besitzen. Ich habe Abstand genommen, dieses Verhältniss genau zu untersuchen, obgleich man nicht selten durch augen- [**366**] fällige hierher gehörige Variationen Gelegenheit dazu erhält, und zwar weil die Längendifferenzen hier-

Digitized by Google

bei zu gering sind, um bei der Grösse der Untersuchungsfehler genügend sichere Resultate zu geben. Deshalb wurde die Untersuchung sogleich auf hochgradigere Variationen ausgedehnt.

Ehe wir zu dieser neuen Variabilität übergehen, sei noch ein Wort über die Genauigkeit der Feststellung des Gesetzes von der Congruenz oder der stetigen Aenderung der Abgrenzungsflächen und über die practische Verwendbarkeit desselben hinzugefügt. Ich habe dasselbe bei der Untersuchung von mehreren Hunderten vielleicht von Tausend zu anderem Zwecke gemessenen Muskeln (s. S. 588 Anm.) im Auge behalten und geprüft und nie eine Ausnahme gefunden. So oft auch auf den ersten Blick eine solche vorhanden zu sein schien, bei genauerem Zusehen und Präpariren fand sich stets für jede Ungleichheit an der einen Abgrenzungsfläche eine entsprechende an der anderen. Man braucht nur an der Stelle, wo eine Sehnenzacke, welche zur Congruenz der beiden Abgrenzungsflächen der Muskeln nöthig ist, zu fehlen scheint, mit dem Messer einzudringen und *man wird die erschlossene Sehne nie umsonst suchen.* Nachdem das Gesetz als ausnahmslos giltig festgestellt war, erwies sich dasselbe ungemein nützlich beim Messen nicht mehr gut conservirter Muskeln, an welchen es oft schwer oder unmöglich ist, Faserbündel in ihrer ganzen Länge freizulegen und so direct vom Ursprung zur Insertion zu verfolgen. Zufolge obigen Gesetzes aber weiss man, dass die äusserste Spitze einer Sehnenzacke auf der einen Seite stets der äussersten Spitze der entsprechenden Muskelzacke auf der anderen Seite zugehört, dass beide Spitzen die Enden eines und desselben Faserbündels sind; und man hat so an jedem Muskel eine Anzahl Bündel, deren Enden rasch und sehr sicher zu ermitteln sind. [Ferner ergiebt sich *bei Fiederung* daraus eine alternirende Lagerung der Ursprungs- und Ansatzsehne am Muskelbauch; liegt die eine Sehne oberflächlich oder links, so liegt die andere Sehne in der Tiefe oder rechts. Da nun die Lage der einen Sehne häufig durch den Druck eines Nachbarorganes eines Muskels oder einer Fascie bestimmt wird, indem das Muskelfleisch da sich anlegt oder entwickelt, wo am meisten Platz für dasselbe, also geringster Druck ist, während da, wo stärkerer Druck ist, die Sehne sich bildet; so wird z. B. durch

Digitized by Google

einen Druck an der Ursprungsstelle nicht blos die Lagerung der Ursprungssehne, sondern auch gleich die Lagerung der Ansatzsehne zum Muskelbauch bestimmt (s. S. 269 Anm., 586 u. 621).]

Suchen wir weiteres Beweismaterial für die Selbstregulation der Muskellänge, so muss ohne Zweifel beweiskräftiger als die blosse Verwerfung des Muskels auf der „normalen Verlaufslinie" das Vorkommniss sein, dass diese Linie selber aberrirt, dass die Ursprungs- oder Insertionsstelle abnorm gelagert ist, sofern trotz der dadurch erlangten abnormen Beweglichkeit die Muskeln die diesen neuen Verhältnissen entsprechende Länge haben.

b) Muskeln mit *abnormen Ursprungs- oder Insertionsstellen* stellen die sogenannten Muskelvarietäten dar und dazu kommen noch und sind ebenso beweiskräftig für unseren Zweck neue, normal nicht vorhandene Muskeln. Ein Theil der letzteren [**367**] tritt in einigermaassen typischer Weise auf, so der M. sternalis, und man könnte daher annehmen, dass auch der Bau desselben, insbesondere die Muskellänge schon eine zweckmässig vererbte wäre. Dies ist aber nicht möglich, da gerade die Länge dieser Muskeln und die Beweglichkeit ihrer Insertionssehnen durchaus variabel sind, und ich habe von 5 Mm. sternales jeden ganz anders in diesen Beziehungen als den anderen gefunden.

Man wäre berechtigt, zu erwarten, dass in den Muskelvarietäten, also in Fällen, wo das Bildungsmaterial der Muskeln von seiner normalen Richtung oder Stelle abgelenkt worden ist und oft an viel mehr oder weniger als normal beweglichen Stellen sich anheftet und dabei oft nicht willkürlich gebraucht wird, dass hier die Muskelbündel ganz beliebige, gar nicht mit der Beweglichkeit der Anheftungspuncte in bestimmter Correlation stehende Längen haben würden, und dass daher auch unsere Congruenz der Bewegungsflächen der Muskeln nicht mehr sich finde, sondern nebeneinander entspringende, verlaufende und inserirende Bündel beliebig bald kurz bald lang seien. Wer das erwartet, hat sich indess, wie gleich im Voraus gesagt sein soll, vollkommen getäuscht. Es sprechen sich vielmehr auch in der Beschaffenheit dieser Zufallsgebilde sehr bestimmte Gesetze aus, welche zumal bei grossen Variationen der Beweg-

Digitized by Google

lichkeit deutlich feststellbar eingehalten werden. Es sind folgende:

1. Muskelfaserbündel eines variirten Muskels, welche in Sehnenfasern von gleicher Beweglichkeit übergehen, sind gleich lang. Beweise für dies Gesetz bilden von den unten geschilderten Muskeln die Nummern: 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14 dexter, 15, 17, 19 und ausserdem alle übrigen Muskeln in ihren Theilen, soweit die Voraussetzung gleicher Beweglichkeit ihrer Sehnen gilt.

2. Wenn Muskelfasern eines variirten Muskels sich an verschieden beweglichen Sehnen inseriren, dann haben diese Muskelfasern ungleiche Länge, und zwar sind stets diejenigen Fasern länger, welche an der beweglicheren Sehne haften. Dies spricht sich aus in Beispiel 1, 6, 12, 14, 16, 18, 20, 25.

Für Muskelfaserbündel, welche von normalen Muskeln mit ihrer Insertion aberriren, ergeben sich aus dieser Regel folgende Specialfälle: Ist die Beweglichkeit der Insertion des aberrirten Muskeltheiles oder eines accessorischen Muskelkopfes die gleiche wie beim normalen Muskel, dann haben auch die Muskelfasern die gleiche Länge wie die des normalen Muskels; so in Fall 8, 17 und 19. Ist die *Beweglichkeit* des aberrirten Theiles *geringer, so sind auch seine Fleischfasern „kürzer“*; oder ist die ganze [**368**] Sehne eines Muskels auf einen weniger als normal beweglichen Theil aberrirt, dann sind die Fasern dieses Muskels kürzer als die des normalen Muskels der anderen Körperhälfte; so in Beispiel 1, 2, 10, 11, 16, 18, 22, 23, 24, 26, 28, 30, 31. Findet die Aberration auf einen *beweglicheren Theil* statt, so *sind die Muskelfasern „länger als die normalen,“* so in Fall 12, 13, 20, 25, 29.

Abweichungen von diesen Regeln, welche gelegentlich bei nur geringen Abweichungen der Beweglichkeit vorkommen, sind auf Verschiedenheiten der Verkürzungscoefficienten zurückführbar, da diese Coefficienten in der That nicht ganz so constant sind, als Weber angegeben hat, wobei sie aber einem bestimmten Gesetze folgen [1]).

[1]) Diese noch nicht publicirte, von mir durch Vergleichung der functionellen Länge fast aller Sceletmuskeln des Menschen festgestellte Regel lautet folgender-

Digitized by Google

3. Die Bestimmung der relativen Muskellänge, also der procentischen Verkürzungsmöglichkeit ist bei Muskelvarietäten oft nicht genau möglich, weil wir, sobald Muskeln auf Weichtheile wie Fascien, Drüsen aberrirt sind, die im Leben während der Action der umgebenden Muskeln vorhandene Beweglichkeit nicht sicher zu beurtheilen vermögen und auch überhaupt schon, weil alsdann eine scharfe Endreaction fehlt.

Trotzdem war ich zufolge der Gunst des Zufalls, welcher mir ziemlich grelle Unterschiede in der Beweglichkeit einiger solcher Muskeln zuführte, in der Lage, doch ziemlich zuverlässige Resultate zu gewinnen.

Es ergab sich, dass die Muskelfaserbündel eines und desselben variirten Muskels, welche an verschieden beweglichen Sehnen sich inseriren, ganz denselben oder fast ganz denselben Verkürzungscoefficienten haben, Nr. 1, 2, 6, 8, 11, 14, 16, 17, 18, 20, 25, 30, 31. Die Grösse dieser Coefficienten werde ich in einer besondern Arbeit neben dem Gesetz der physiologischen Vertheilung der Verkürzungscoefficienten mittheilen; dabei sollen für die Varietäten dieselben Zahlen zur Bezeichnung verwendet werden, wie in nachstehendem Verzeichniss, sodass Interessenten die

maassen: Muskeln, welche „gewöhnlich" mit wenig Aufmerksamkeit gebraucht, also schwach innervirt werden, haben relativ längeres Muskelfleisch also eine grössere „relative Länge" als bewusst und stärker gebrauchte. Der Unterschied tritt besonders bei Vergleichung der die obere Extremität und ihre Theile bewegenden Muskeln mit den Rücken- und Athemmuskeln hervor. Erstere sind so kurz, dass sie bei den häufig ausgeführten Bewegungen schon 50—60% verkürzt werden, letztere so lang dass sie bei den „gewöhnlichen" Bewegungen blos 25% verkürzt werden (während Fick und Gubler, ebenso wie ich, in der vorliegenden Arbeit, die procentische Verkürzung bei der maximalen, von den Anheftungspuncten gestatteten Bewegung gemessen haben). Dieses Gesetz „der verschiedenen relativen Länge der Muskeln" stellt also die Anpassung der Länge der Fleischfaserbündel an die mittlere Stärke des Impulses dar; somit eine viel feinere Anpassung als die in dieser vorliegenden Schrift vertretene Anpassung. Doch wird letztere an abnormem Materiale nachgewiesen, wodurch sie als Product von Selbstregulation charakterisirt wird; während erstere bis jetzt nur unter normalen Verhältnissen geprüft ist, also über die Ursache welche uns hier interessirt, keinen Schluss gestattet. Bei der grossen Fehlerbreite bezüglicher Messungen wird sich die Ursache dieser feineren Anpassung auch nur experimentell, z. B. an Thieren, denen von Jugend auf täglich eine sonst schwach innervirte Muskelgruppe electrisch gereizt wird, mit Erfolg prüfen lassen. (S. 284.)]

Digitized by Google

beiderseitigen Resultate combiniren können. Aberrirte Bündel normaler Muskeln haben denselben Verkürzungscoefficienten als dieser Muskel, wenn die aberrirten Bündel zur normalen Function mit beizutragen vermögen.

4. Weiterhin ergab sich noch, dass die vorstehend für normale Muskeln aufgestellte Regel von der Congruenz der Abgrenzungsflächen der Muskeln auch für die Muskelvarietäten gilt und daher auch hier das durch directe Bestimmung der Verkürzungscoefficienten gefundene Resultat bedeutend verschärft und [**369**] verfeinert. Man muss aber bei diesem Material immer darauf gefasst sein, dass nebeneinander entspringende und verlaufende Muskelfasern nicht wie bei normalen Muskeln auch noch nebeneinander inseriren, sondern dass oft ein Theil der Sehne viel weiter, zu einer beweglicheren Unterlage verläuft; in Folge dessen dann auch die Längen entsprechend verschieden sind. Dadurch kann auf den ersten Blick Incongruenz der Abgrenzungsflächen functionell zusammengehöriger Muskeltheile vorgetäuscht werden.

Die Bedeutung dieser in den Längenverhältnissen der scheinbar ganz regellosen Muskelvarietäten sich aussprechenden Gesetze für die Selbstregulation der Muskellänge liegt nachweisbar auf der Hand. Nur über die Art des Vorganges kann man in Zweifel sein; darüber wird im theoretischen Theile der Abhandlung das Wahrscheinliche erörtert werden.

Möchte jemand eine nicht auf Selbstregulation der Muskellänge gegründete Erklärung versuchen und zunächst einwenden, die gleiche Länge bei gleicher Beweglichkeit rühre nicht von dieser letzteren her, sondern beruhe einfach auf gleicher Wachsthumskraft normaler und aberrirter Fasern, dann entsteht die Frage: Warum sind die Fasern ungleich bei ungleicher Beweglichkeit, und wie kommen sie bei ungleicher Länge zu gleichen Verkürzungscoefficienten? Weiterhin könnte man vermuthen, dass eine von vornherein zu lange Anlage der Muskelbündel nothwendig zu einer Aberration führen müsse, welche in ihrer Grösse von dem Ueberschuss der Muskellänge abhänge. Dies ist erstens an sich blos dann zutreffend, wenn an der Seite der Aberration normal keine Sehne vorhanden ist; und zweitens ist überhaupt

Digitized by Google

die Grösse der Aberration nicht für die Grösse der Beweglichkeit maassgebend. Es kommen sehr weite Aberrationen der Insertionen vor, ohne dass die Beweglichkeit überhaupt vergrössert wird.

Die im Folgenden mitgetheilten Muskelvarietäten betreffen alle erwachsene Individuen; sie sind in der Reihe angeordnet, in welcher sie aufgefunden wurden; und es ist noch zu erwähnen, dass keine in dem Untersuchungszeitraum mir zur Kenntniss gekommene Varietät ununtersucht geblieben oder aus der Reihe der Mitgetheilten eliminirt worden ist. Bezüglich der der Kürze halber verwendeten Termini ist vorauszuschicken, dass ich den hohen Grad einheitlicher Organisation der Muskelvarietäten, welcher sich in der Congruenz resp. in der Stetigkeit der vorhandenen Aenderung der Abgrenzungsflächen des Muskelfleisches ausspricht, als Zustand der „*Organisation*" κατ' ἐξοχήν, den Muskel selber aber [**370**] als „*organisirt*" bezeichnet habe. Dieses Epitheton deutet somit für sich noch nicht an, dass auch die „*relative Länge*" der Muskeln bestimmt wurde. In den Fällen, in welchen dieses auszuführen möglich war, ergab sich die in Regel 3 ausgesprochene Gesetzmässigkeit, und die so gefundene Beschaffenheit ist in der Tabelle durch die Bezeichnung: in sich „*regulirt*", resp. gleich dem normalen Muskel „regulirt", angedeutet.

Die von mir untersuchten Varietäten sind fast alle schon wiederholt beobachtet und beschrieben worden, nur haben gerade die functionellen Verhältnisse bisher keine Berücksichtigung gefunden.

Verzeichniss der Muskelvarietäten.

1. Ein Musc. extensor brevis dig. III manus entspringt von der Handwurzel, bedeckt vom lig. carpi dorsale commune. Ist 1 cm kürzer als der 5,7 cm lange extens. long., weil ihm die Beweglichkeit abgeht, die für letzteren durch das Nachgeben des lig. carp. dors. comm. bei der Dorsalflexion und durch das Gespanntwerden über die Convexität des Handgelenkes bei der Volarflexion der Hand entsteht. Er ist „regulirt" gleich dem normalen Extensor, hat also denselben Verkürzungscoefficienten als

Digitized by Google

der normale Muskel. Zugleich ist er gefiedert und zwar nach Regel 1, in „organisirter“ Weise.

2. Caput accessor. M. inteross. manus dors. II entspringt von der Dorsalfläche ossis metacarpi III, ist in seinen Faserbündeln kürzer als der normale, aber gleich ihm regulirt, ist 77 mm lang bei 17 mm maximaler Faserlänge, also sehr stark im Ganzen gefiedert und durch mehrere Sehnen in organisirte Fiederungen zweiter Ordnung zerlegt.
3. M. sternalis, bei gleicher Beweglichkeit der Theile der oberen und der unteren Sehnen sind die Muskelbündel alle gleich lang, also regulirt; der ganze Muskel schwach gefiedert, organisirt.
4. M. sternalis, wie der vorige regulirt, aber mehrfach gefiedert, organisirt.
5. M. tensor Hypothenaris tritt vom Vorderarm unter dem lig. carpi volare transvers. propr. und unter der Apon. palm. zum Kleinfingerballen. Ist in sich gleich lang regulirt, organisirt.
6. M. sternalis. Untere Sehne gespalten mit ungleicher Beweglichkeit der Theile; zugehörige Muskeltheile entsprechend [**371**] ungleich, 32 mm, 41,5 mm lang, regulirt. Muskel organisirt, 26 mm lang, halbgefiedert.
7. M. lacerti fibrosi brachii entspringt von der Aussenseite des M. brachial int., geht vor der Bicepssehne hinweg zum Theil zum lacert. fibr., zum anderen Theil zur tuberos. ulnae. Doppelt gefiedert, organisirt. Ob auch regulirt, ist nicht feststellbar, da er durch die Action der beiden Nachbarmuskeln in unberechenbarer Weise in seiner Länge alterirt werden muss.
8. Caput access. musc. gastrocnem. entspringt von einem Theil der freien Fläche der Ursprungssehne des inneren Kopfes, inserirt halbgefiedert organisirt mit einer platten Sehne an der Tendo Achillis. Mit dem normalen Muskel in gleicher Länge der Fasern regulirt.
9. Der Extensor brevis ballucis inserirt an der Sehne des Extens. hall. long. Ist mit einfacher Fiederung im Ganzen und dreizehnfacher Halbfiederung im Einzelnen organisirt, regulirt.

Digitized by Google

10. Caput access. abductoris hallucis. Mehrfach gefiedert, organisirt; ob einheitliche Regulation der Länge besteht, ist wegen Beeinflussung durch den normalen Kopf nicht feststellbar.
11. Cap. access. m. lumbric. I von der Sehnenscheide des flex. poll. entspringend. Mit eigener kürzerer Länge fast gleich dem normalen regulirt, organisirt, doppelt gefiedert.
12. M. attollens gland. thyreoid. Fasern des M. hyothyreoid. aberriren auf das cornu med. der Drüse, sind unter sich gleich lang, verworfen, organisirt, gefiedert. Andere Fasern gehen zur Ansatzsehne des M. sterno-thyr., sind auch unter sich gleich lang, aber kürzer als die vorigen. Beide Arten Fasern sind länger als die normalen Fasern des M. hyothyreoideus.
13. Fasciculus aberrans M. levat. scapulae. Ein Muskelfaserbündel weicht auf die Vorderfläche der Mm. rhomb. min. et maj. ab, ist länger als die normal inserirenden Fasern und der Ueberschuss an Länge kann sich um 50% verkürzen; also das Muskelfaserbündel ist mit eigener Länge regulirt.
14. M. sternalis duplex. Der M. stern. dext. ist unter sich gleich langfaserig regulirt, hochgradig gefiedert, organisirt.

    Der M. sternal. sin. hat oben eine, unten aber zwei [**372**] Sehnen mit um das Doppelte von einander verschiedener Beweglichkeit. Die Muskelfasern sind dem entsprechend 18 mm und 37 mm lang, innerhalb jeder Partie aber vollkommen gleich lang, gefiedert, organisirt.
15. M. serrat. post. inf. aberrans. Die lateralen Fasern des M. servat. post. inf. verlaufen parallel der Wirbelsäule aufwärts zur 10. Rippe, sind gleich lang regulirt, schwach halbgefiedert.
16. M. radialis int. dext. aberrirt mit einem Theil seiner Sehnenfasern an den Radius oberhalb der Insertion des Supinator longus, wodurch die Ausführung der Volarflexion zum Theil beschränkt wird. Der Muskel ist in seinen Fasern kürzer als der normale der anderen Seite, und bei wechselnder Faserlänge vollkommen in sich auf 54% Verkürzungsgrösse und dabei fast dem normalen gleich (60%) regulirt. Ausserdem gleich dem normalen Muskel gefiedert und organisirt.

Digitized by Google

17. Caput access. M. vasti externi entspringt mit 16 cm langer Sehne an der Linea obliqu. fem., ist organisirt und gefiedert, dem normalen Theil gleich lang, regulirt.
18. M. abductur brevis pollicis inserirt mit seinem mittleren Theil an der Sehnenscheide des flex. poll. long.; ist im Bereiche dieser Stelle kürzer, langsehnig, weiterhin bei fingerwärts allmählich zunehmender Länge stets dem normal inserirenden Theile gleich regulirt, stark halbgefiedert und organisirt.
19. M. palmaris long. inserirt mit der einen Hälfte seiner Sehne in der Fascie des Vorderarmes dicht oberhalb des Handgelenkes, mit der anderen Hälfte normal. Beweglichkeit und Muskelfaserlänge beider Theile gleich.
20. Caput accessor. M. abduct. dig. V manus entspringt von der Fascie des Vorderarmes mit zwei Bäuchen von verschiedener Beweglichkeit und Länge, hat aber trotzdem vollkommen mit dem normalen Muskel gleiche Regulation der Länge. Ist mehrfach in organisirter Weise gefiedert.
21. M. sternalis dext. geht schräg über den inneren untern Winkel des M. pectoral. maj. dext. nach unten und aussen. Entspringt mit einfacher Sehne aus einem Faserbündel des M. pect. maj. der andern Seite und endigt mit einfacher Sehne auf der Rectusscheide. Gleich langfaserig regulirt, halbgefiedert.
22. Fasciculus aberrans Diaphragmatis geht in der [**373**] Richtung von vorn nach hinten über den lateralen linken Theil des Centrum tendineum. Beweglichkeit jedenfalls sehr gering, daher die Länge von 2,9 cm blos ein kleiner Bruchtheil der der normalen Faserbündel dieser Richtung. Mehrfach gefiedert, organisirt.
23. M. palmaris longus sin. entspringt mit einer 15 cm langen Sehne, ist blos 4,0—4,9 cm lang gefiedert, gegen 9,5 cm des rechten, normal entspringenden; die Excursion durch das Ellenbogengelenk beträgt links blos 2,5 mm, rechts 5 mm, dem entsprechend ist der linke Muskel etwas kürzer in seiner Faserung als der rechte.
24. M. levator glandulae thyreoideae dext. Die Ursprungs-

Digitized by Google

stelle liegt gemeinsam mit der Insertion des M. sternohyoid. dicht neben der Medianlinie, ist aber durch einen 7 mm breiten Spalt vom M. thyreohyoid., von dem er gewöhnlich abstammt, getrennt; ist aber nur 4 mm länger als der M. thyreohyoid., (5,2 cm gegen 4,8 cm), aber also beträchtlich kürzer als der M. sternothyreoid., von dem er in diesem Falle abzustammen scheint.

25. Der M. flex. poll. long. aberrirt mit einem Theil seiner Fasern, bildet eine besondere Sehne, welche sich mit der Sehne des flex. dig. II prof. vereinigt. Muskel bedeutend länger als der Flex. hall. long. (7,2 cm gegen 5,8 cm), etwas kürzer als der normale Flex. dig. II prof. (8,0 cm), aber mit gleichem Verkürzungscoefficienten wie letzterer, ist also regulirt; ausserdem 2,7 cm lang gefiedert, und organisirt.
26. M. flexor dig. comm. prof. biventer. Die Summe beider hintereinander liegenden Fasern ist ein wenig kürzer als ungetheilte Fasern derselben Insertionssehne (7,4 gegen 8,5); letztere liegen aber oberflächlicher und weiter nach dem Oberarm zu, werden also bei der Action der anderen Beugemuskeln mehr gebogen als die tiefen dicht neben den Knochen liegenden, welche gerade bleiben.
27. M. levator gland. thyreoid. entspringt wie in Nr. 24 getrennt vom M. thyreohyoideus und ist kaum länger als dieser (4,1 gegen 3,9 cm). Da Kehlkopf und Schilddrüse schon aus dem Körper entfernt sind, ist nicht zu beurtheilen, ob die Beweglichkeit der Schilddrüse in der That entsprechend gering war.
28. Der Musc. rhomboid maj. ist im untersten Theil plötz- [374] lich verdünnt und um 1,6 cm kürzer als die 14,8 cm langen Fasern des normalen Theiles, beide in gleich starker Abduction des Schulterblattes gemessen. Die genauere Untersuchung zeigt aber, dass der verkürzte Theil nicht mehr an der Scapula, sondern dicht darunter am M. serrat. ant. maj. inserirt, und dadurch bei der Abduction des Schulterblattes um fast 1 cm an der Verkürzung gehemmt werden kann.
29. Abductor pollicis longus cum brevi biventer. Der Extensor poll. brev. fehlt und die ihm der Lage nach zugehörigen

Digitized by Google

Muskelfaserbündel inseriren mit dem Abduct. poll. long. Dagegen gehen die obersten Bündel dieses Muskels in eine radialwärts von der normalen gelagerte Sehne über, die sich in einige isolirte Bündel des Abductor poll. brevis fortsetzt. Dieser Theil des Abductor brevis ist länger als der normale Theil (3,8 gegen 2,8 cm), vielleicht weil er durch den oberen Kopf des so gebildeten Biventer gelegentlich gedehnt wird. Der obere stärkere Kopf aber hat die Faserlänge des normalen Abductor longus; warum?

30. Ein Caput III M. bicipitis brachii entspringt von der Ansatzstelle des M. pectoral. maj., ist kürzer als die beiden normalen Köpfe (9,7 cm gegen 11,60 cap. brev., 11,3 cap. long.) und gleich dem M. brachialis internus regulirt.
31. Das Caput long. bicipit. brachii ist mit der Sehne am Humerus festgewachsen, kürzer als das Caput breve (10,6 gegen 16,1 cm!) und fast gleich dem M. brachial. intern. regulirt; ausserdem gefiedert, regulirt.

Es sei mir gestattet, meinem Collegen Herrn Dr. Born, welcher während seiner Dienstzeit auf dem Präparirsaal mich auf einen grossen Theil der vorstehend beschriebenen Varietäten aufmerksam gemacht hat, an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen.

Aus diesen Untersuchungen geht ausser der Selbstregulation der Muskellänge zugleich hervor, dass auch die *„Sehnenlänge“* und die *„Fiederung“* (s. S. 269 Anm., 586 u. 621) *auf dem Wege der Selbstregulation ausgebildet werden können*, worüber in einer nächsten Arbeit Genaueres mitgetheilt werden wird.

Gegenwärtig beschränken wir uns auf die Ableitung der Resultate für die Muskeln; und diese fassen sich kurz darin zusammen, dass selbst bei den Muskelvarietäten, mögen sie für die „Zwecke“ des Organismus verwendbar sein oder nicht, die Länge der Muskeln und die Grösse der Beweglichkeit ihrer Anheftungspuncte sich in einer den normalen Verhältnissen entsprechenden Correlation fin- [375] den. Unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die Beweglichkeit der Anheftungspuncte zumeist durch andere, den schwachen variirten Muskeln überlegene Momente bestimmt wird, folgt, dass diese Correlation in der Mehr-

Digitized by Google

zahl der Fälle durch *directe Anpassung der Muskeln an die gegebene Beweglichkeit der Anheftungspuncte*, dagegen selten oder nur in geringerem Grade umgekehrt durch Anpassung dieser Beweglichkeit an den Zug der Muskeln entstanden ist. Weiterhin entsteht die Vermuthung, dass die bekundete „Regulation", wenn wir sie regelmässig am erwachsenen Individuum finden, vielleicht auch schon in den Perioden des Wachsthums vorhanden gewesen ist.

II. Regulation der „relativen Muskellänge" bei Beschränkung des Verkehrsterrains der Ansatzpuncte.

Ist somit die Fähigkeit der Selbstregulation der Muskellänge bei „angeborenen" Aenderungen der Beweglichkeit vielleicht ziemlich sicher nachgewiesen, so werden doch noch weitere Beweise nicht zu verschmähen sein; und weiterhin fehlt uns noch jegliche Kunde über das eventuelle Verhalten der Muskeln in der Periode nach dem „Erwachsensein" des Individuums.

Diese noch fehlende Kunde gewährt die Berücksichtigung der weiteren möglichen bezüglichen Variabilität der nachträglichen Veränderung der Bewegungsgrösse der Gelenke und damit der Thätigkeitssphäre der Muskeln bei normaler Lage der Anheftungsstellen.

Für solche Bestimmungen günstige Organe müssen indessen eine ganze Reihe von Bedingungen erfüllen, welchen nur selten gleichzeitig genügt wird. Die Schwankungen der Beweglichkeit des auf seine Muskeln untersuchten Gelenkes müssen genügend gross sein und nicht zu selten vorkommen. Ferner müssen wir supponiren dürfen, dass die vorhandene Beweglichkeit des Gelenkes seitens des Muskels sehr häufig activ erschöpft worden sei und insbesondere nach der Richtung der Thätigkeit des zu messenden Muskels nicht passiv vergrössert werde, wie letzteres für das Caput breve bicipitis femoris im Kniegelenk durch die Belastung des Körpers beim Knieen, für die Schultermuskeln im Schultergelenk beim Turnen am Reck, beim Ueberschlag am Barren etc. häufig vorkommt. Dadurch wird die functionelle Harmonie zwischen der Muskelthätigkeit und der Beweglichkeit der Gelenke, welche die causale Voraus-

Digitized by Google

setzung unserer Messungen sein muss, aufgehoben. Nach der Seite der Streckung des zu messenden Muskels schadet dagegen passive, d. h. nicht durch die dem Gelenke zugehörigen Muskeln bewirkte Erweiterung des Bewegungsumfanges des Gelenkes nicht, sofern sie nur so häufig wiederholt worden ist, dass ausser dem Gelenk auch der Muskel sich durch seine Contractionen an diesen weiter hinaus [**376**] verlegten Anfangspunct seiner Wirkungsfähigkeit vollkommen hat anpassen können.

a) Allen diesen Anforderungen entsprach der **Pronator quadratus,** welcher daher vielfachen Messungen bei Variationen des bezüglichen Gelenkes unterzogen wurde.

Es zeigte sich erstens, dass sehr häufig schon ohne besondere pathologische Einwirkungen beträchtliche Veränderungen in der Lage seiner von den beiden Radioulnargelenken abhängigen Wirkungsmöglichkeit vorkommen, und auch pathologische Aenderungen dieses Momentes traten unter dem hiesigen Material in genügender Häufigkeit auf. Andererseits wird zwar die Supination nicht selten passiv vergrössert, wie z. B. beim Turnen am Reck mit Untergriff durch das Gewicht des Körpers und den Widerstand des Schultergelenkes für die Drehung, oder beim raschen nach aussen Schwingen eines in der Hand gehaltenen Gegenstandes durch das Trägheitsmoment des bewegten Gegenstandes, wie es bei mancherlei gewerblichen Verrichtungen oder auch beim Schlagen der Tiefquart geschieht; bei der Pronation dagegen kommt eine solche passive Fortsetzung der activ begonnenen Bewegung nur äusserst selten vor.

Ich prüfte während zweier Wintersemester an jeder Leiche die Grösse der Pronationsfähigkeit und wählte ausser einer Anzahl von Fällen mittlerer und ungewöhnlich hoher Beweglichkeit, sämmtliche Arme mit abnorm geringer Beweglichkeit zur Untersuchung aus. Die im Voraus angestellte Untersuchung über die Aenderung der Beweglichkeit durch das Präpariren, d. h. durch die Spaltung der Fascie und die Entfernung der Muskeln ergab das gleiche Resultat, welches jüngst W. Braune und A. Flügel[1]) publicirten, nämlich dass

[1]) W. Braune und A. Flügel. Ueber Pronation und Supination des menschlichen Vorderarmes und der Hand. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. von His u. Braune 1882 S. 186.

Digitized by Google

die Beweglichkeit und zwar besonders die Pronationsfähigkeit durch diese Eingriffe vergrössert wird. Um diesen Fehler möglichst zu verringern, wurde meinerseits die Musculatur der oberen Hälfte des Vorderarmes bei der Untersuchung erhalten[1]).

Bei Aenderung der Bewegungsgrösse eines Gelenkes sind mehrere, für die Art der eventuellen Anpassung der zugehörigen Muskeln ungleichwerthige Fälle zu unterscheiden.

Ein Mal kann die Bewegungsbeschränkung nach der Seite der Streckung des zu untersuchenden Muskels, vorliegenden Falles also rein nach der Supination erfolgen. In diesem Falle wird der Muskel nicht mehr so weit gedehnt als früher, und er brauchte nur durch Schrumpfung kleiner zu werden, um sich schon erheb- [**377**] lich an die Verringerung seiner Function angepasst zu haben. Wir wollen mit dieser Aufstellung aber noch keineswegs irgend etwas über das Vorkommen und die Natur solchen einfachen Schrumpfungsprocesses aufgestellt haben. Das morphologische Charakteristicum desselben und damit die Berechtigung für eine derartige Distinction wird sogleich einleuchten. Da ein Muskel sich nach Weber im Mittel um 50 % seiner grössten Länge im Organismus zu verkürzen Gelegenheit hat und daher dies Verkürzungsverhältniss um die Hälfte der

[1]) Hyrtl sagt von der Function des M. pronator quadratus (Lehrb. d. Anat. d. Menschen, 12. Aufl. 1873 S. 458): „Man muss gestehen, dass seine Wirkungsweise als Pronator nichts weniger als einleuchtend erscheint. Der Muskel ist ja nicht um das untere Ende des Radius herumgekrümmt, wie es bei einem Pronator der Fall sein müsste, sondern um jenes der Ulna, welche nicht gedreht werden kann." J. Heiberg pflichtet ihm darin bei. Man kann zugeben, dass die Function dieses Muskels nicht so einfach verständlich ist, wie die der meisten anderen Muskeln; denn der wirksame Hebelarm ist hier durch den Halbmesser des Capitulum ulnae gegeben; und in dem Maasse als der Radius um die Axe dieses Köpfchens gedreht wird, wickelt sich die Ursprungssehne des Muskels von der Ulna ab. An welcher Stelle der Verlaufslinie (s. S. 582) aber die Muskelfaser, an welcher Stelle die Sehnenfaser liegt, ist, von Nebenmomenten wie Raummangel etc. abgesehen, für die Hervorbringung der Bewegung ganz ohne Bedeutung. Hier liegt die Sehne an der Ulna, also am Ursprung des Muskels, weil bei der Supination dieser Theil auf die Ulna gewickelt, also stark gepresst wird (s. S. 586). Wem dies zu schwer verständlich ist, für den muss als Beweis der pronirenden Wirkung die Thatsache genügen, dass der Pronator quadratus sich bei der Ausführung der Pronation (nicht blos 50 sondern sogar) 60 % seiner Fleischfasernlänge verkürzt, woraus allein schon die sehr starke pronirende Wirkung hervorgeht.]

Digitized by Google

maximalen Länge als das physiologische anzusehen ist, so wird bei einer Bewegungsbeschränkung von 1 cm der Muskel um 2 cm zu lang geworden sein. Verkleinert sich nun ein Muskel nur so viel, als die Bewegungsbeschränkung selber beträgt, so bleibt er damit noch um ein ebenso grosses Stück zu lang; zur vollkommenen Anpassung an den neuen Zustand müsste er sich also noch ein Mal um ebenso viel verkleinern. In unserem Specialfalle der Verminderung der Beweglichkeit blos von Seite der Streckung würde dies bedeuten, dass der *Muskel* ausser der einfachen Verkleinerung durch „Schrumpfung“[1]) *noch ein Mal um eben so viel kleiner werden* müsste, welch' letzteres aber *nur unter entsprechender „Vergrösserung der Sehne“* möglich ist, sofern nicht die Continuität von Muskel und Sehne unterbrochen werden soll. Der Verkürzungscoefficient des Pronator quadr. beträgt aber, wie wir gleich bemerken wollen, nicht 50, sondern 60%, in Folge dessen sich diese zweite Veränderung um $^1/_5$ verringert, während die Gelegenheit zur Schrumpfung um eben so viel vergrössert wird. Die angenommene Muskelschrumpfung ist also zunächst charakterisirt durch das blosse Kleinerwerden des Muskels, soweit es ohne eine Vergrösserung der Sehne möglich ist, also durch einfache Verkürzung des Muskels. Von ihr ist zu unterscheiden die Verkleinerung des Muskels unter Vergrösserung der Sehne, die wir, lediglich, um eine kurze Bezeichnung dafür zu haben, und ohne vorläufig irgend etwas über das Wesen des Vorganges damit zu präjudiciren, als *„sehnige Verkürzung des Muskels“* bezeichnen wollen (s. S. 617 u. 626).

Ist entgegen unserem bisherigen Falle die Bewegungsmöglichkeit blos nach der Seite der eigenen Thätigkeit des Muskels, also nach der Seite der Verkürzung, hier der Pronation, beschränkt, bei normaler Streckfähigkeit des Gelenkes, so kann eine Muskelschrumpfung, eine einfache Verkürzung des Muskels nicht eintreten, da die maximale Entfernung vom Ursprungs- und Insertionspunct dieselbe geblieben ist. Die „ganze“ Verkleinerung des Muskels müsste

[1]) Unter „Schrumpfung“ oder „einfacher Verkürzung“ des Muskels ist also hier diejenige Verkleinerung seiner Länge verstanden, welche ohne Verlängerung der Sehne möglich ist (s. S. 623 u. f.).

Digitized by Google

also jetzt unter [**379**] „sehniger Verkürzung des Muskels", also unter sehr starker Verlängerung der Sehne erfolgen. Solche Fälle sind daher besonders geeignet, das Vorkommen der erschlossenen sehnigen Verkürzung des Muskels zu beweisen.

Zwischen diesen beiden Extremen sind natürlich unzählige Uebergangsfälle möglich, in denen dann vom ersten zum zweiten Falle fortschreitend die einfache Muskel-Schrumpfung von ihren 60% Antheil an der zur vollkommenen Anpassung nöthigen Verkürzung immer kleiner wird zu Gunsten der mit 40% Antheil beginnenden sehnigen Verkürzung, bis letztere schliesslich allein übrig bleibt.

Vollkommene Anpassung der Muskellänge an Verkleinerung der Verkürzungsmöglichkeit ist erreicht, wenn die Verkleinerung des Muskels so gross ist, dass der Verkürzungscoefficient der normale, also beim Pronator quadratus 60%, bleibt.

Die bisher gemachte Unterscheidung gilt in ihrer strengen Form nur für vollkommen erwachsene Individuen. Erfolgt dagegen die Bewegungsbeschränkung in der Periode des Wachsthums und ist sie eine so allmähliche, dass die maximale Entfernung von Ursprungs- und Insertionspunct statt direct kleiner zu werden einfach constant bleibt und somit blos im Verhältniss zu den vergrösserten Hebelarmen kleiner wird, so ist zunächst ein Fall denkbar, in dem weder Muskel noch Sehne sich zu verändern brauchen; fernerhin können beide proportional ihrer bestehenden Grösse weiter wachsen, sodass ihr Grössenverhältniss sich nicht ändert; und schliesslich kann der Muskel constant bleiben und blos die Sehne wachsen. Auch zwischen diesen Fällen sind unendlich viele Uebergangsstufen denkbar und ebenso allmähliche Uebergänge zu den ersterwähnten Verhältnissen beim Erwachsenen.

Betrachten wir nun die in 51 Fällen am Pronator quadratus hominis gewonnenen Resultate, wie sie auf Tabelle I S. 602 zusammengestellt sind, so giebt Columne I die vorhandene Bewegungsgrösse an. Man sieht, dass sie von 12—187°, also um mehr als das Fünfzehnfache schwankt. Columne II giebt das Verhältniss aus der Länge des grössten Muskelfaserbündels bei maximaler Supination und der

Digitized by Google

[378] Musculi pronatores quadrati.

Laufende Nr.	Journal-Nr.	Körperhälfte	I. Bewegungsgrösse	II. Breite d. Vorderarmes divid. durch Faserlänge	III. Verkürzungsgrösse	IV. Breite d. Vorderarmes divid. durch Sehnenlänge	V. Bei 60% Verkürzungsgrösse würde die Muskelfaser reichen zur Bewegungsgrösse von:	VI. Bemerkungen
1	—	sinist.	12°	5,6	15%	—	48°	Rachit. Zwerg v. 56 Jahren
2	60	sin.	25°	4,0	23,5%	1,5	64°	Fractura ulnae
3	—	dext.	36°	3,7	38%	—	57°	Rachit. Zwerg
4	60	dext.	58°	2,8	32,5%	1,6	104°	Fractura ulnae
5	152	—	75°	2,1	45%	1,8	100°	Fractura ulnae
6	72	sin.	88°	1,5	41%	2,2	129°	
7	74	dext.	87°	1,5	33%	2,1	158°	
8	100	sin.	89°	1,5	54%	1,7	99°	
9	79	sin.	90°	1,7	49%	1,7	110°	Fractura ulnae
10	119	—	96°	2	59%	1,6	97°	
11	118	dext.	100°	1,8	55%	1,9	109°	
12	94	sin.	102°	2	60%	1,8	102°	
13	91	dext.	104°	2	58%	2,1	107°	
14	93	dext.	104°	2	59,5%	2,2	104°	
15	76	dext.	104°	1,6	54%	2,0	116°	
16	112	dext.	108°	1,4	55%	2,3	118°	
17	80	dext.	112°	1,6	52,5%	1,8	128°	
18	88	dext.	115°	1,7	59%	2,2	116°	
19	69	sin.	115°	1,7	—	1,6	—	
20	93	sin.	117°	1,8	58,5%	2,0	119°	
21	78	dext.	118°	1,8	56%	1,9	127°	
22	94	dext.	120°	1,7	62,5%	2,2	115°	
23	84	sin.	120°	1,7	57%	1,7	127°	
24	103	dext.	122°	1,7	56%	2,3	130°	Neugeboren
25	88	sin.	126°	1,7	65%	2,3	116°	
26	71	—	125°	1,4	48%	2,5	156°	Neugeboren
27	84	dext.	130°	1,5	52,5%	1,9	148°	
28	100	dext.	133°	1,4	52%	2,5	153°	
29	90	sin.	134°	1,3	61%	1,9	132°	
30	78	sin.	141°	1,6	60%	1,9	141°	
31	70	dext.	143°	1,5	61,5%	2,4	140°	
32	85	sin.	145°	1,5	65%	1,7	134°	
33	85	dext.	145°	—	61%	1,7	143°	
34	110	sin.	146°	1,3	55%	1,9	160°	
35	69	dext.	150°	1,3	51%	2,0	176°	
36	73	dext.	151°	1,5	57%	2,3	159°	
37	86	dext.	151°	1,4	55%	2,2	165°	Neugeboren
38	87	sin.	151°	1,4	64%	2,1	141°	Neugeboren
39	86	sin.	158°	1,4	61%	1,8	156°	Neugeboren
40	83	dext.	163°	1,4	64%	2,2	153°	
41	87	dext.	160°	1,4	56%	2,4	171°	Neugeboren
42	77	dext.	162°	1,4	63%	2,5	155°	
43	110	dext.	172°	1,3	62%	—	166°	
44	89	sin.	175°	1,4	59%	2,1	177°	Neugeboren
45	83	sin.	179°	1,4	65,5%	1,9	164°	
46	59	dext.	175°	1,5	67%	1,9	157°	
47	70	sin.	180°	1,3	61,5%	2,7	175°	
48	104	sin.	180°	1,2	63%	1,7	171°	Neugeboren
49	111	sin.	178°	1,3	60%	2,4	178°	
50	115	sin.	180°	1,4	57%	2,2	190°	Neugeboren
51	115	dext.	187°	1,4	57%	1,8	198°	Neugeboren

Digitized by Google

Breite des Vorderarmes an, und drückt somit das in Zahlen aus, was man am Präparat sofort unwillkürlich mit den Augen schätzt. Es zeigt sich, dass bei normaler Bewegungsgrösse von 160°, wie sie BRAUNE und FLÜGEL bestimmt haben, diese Länge des Muskels noch nicht ganz ein und einhalb Mal (1,4) in der Breite des Vorderarmes aufgeht, also etwas mehr als zwei Dritttheile der Breite einnimmt, dass sie dagegen bei 102—104° Bewegungsgrösse blos [**380**] die Hälfte, bei 58° fast blos 1/3, bei 25° blos 1/4 der Vorderarmbreite deckt, um in unserem extremsten Falle von blos 12° Bewegungsgrösse nicht ein Mal mehr 1/5, fast blos 1/6 dieser Grösse einzunehmen. In letzterem Falle stellt der Muskel blos noch einen schmalen Saum am Radialrande des Radius dar. *Die Sehne ergänzt den Defect der Muskellänge* gewöhnlich in der Weise, dass sie den ganzen übrigen, also ulnarwärts liegenden, Raum der Breite der Vorderarmknochen bedeckt; blos im letzterwähnten Falle Nr. 1 und 3, war dieses durch Vorhandensein radial gelegener Sehnenfasern nicht vollkommen der Fall.

Dieses augenfällige Resultat scheint sehr deutlich die Anpassung des Muskels an die Verringerung der Bewegungsgrösse darzuthun. Begnügen wir uns indessen nicht mit diesem Schein, sondern prüfen durch Rechnung die Vollkommenheit der Anpassung, indem wir die bei diesen Längen gefundenen Verkürzungszahlen mit der Normalzahl von 60% Verkürzungsgrösse vergleichen, so zeigt Columne III, dass in der That in einer Anzahl von Fällen nicht unerheblicher Bewegungs-Beschränkung, nämlich auf 126—102° an 12 Extremitäten fast oder ganz vollkommene Anpassung erreicht worden ist, da die Verkürzungscoefficienten in Nr. 10—25 ganz nahe um 60% schwanken und im ungünstigsten Falle, Nr. 15, nur bis auf 54% sinken. Ganz dasselbe bekundet auf andere Weise Columne V, welche die Bewegungsgrössen anzeigt, die jeder Muskel ausführen könnte, wenn er sich um 60% verkürzte. Diese Fälle würden daher trotz der Kleinheit der Bewegungsbeschränkung, welche blos 34—58°, also 1/5—1/3 der normalen Bewegungsgrösse beträgt, beweisend für die vollkommene Anpassung der Muskeln sein, wenn nicht gerade in diesen Fällen die Ursache der Bewegungsbeschränkung unauffindbar gewesen wäre. So

Digitized by Google

aber kann man die ganze Erscheinung umgekehrt deuten und vermuthen, dass vielleicht die Muskeln primär zu klein gewesen seien, und dass in Abhängigkeit davon die Gelenke eine geringere Beweglichkeit erhalten hätten.

Bei Unberücksichtigtlassung dieses nicht zu widerlegenden Einwandes würden wir auch weiterhin nicht zu entscheiden vermögen, ob die Muskelanpassung 1. durch einfaches Zurückbleiben im Wachsthum, oder 2. unter Betheiligung von Schrumpfung oder 3. auch noch unter Mitwirkung von sehniger Atrophie des Muskels zu Stande gekommen ist, da auch die Zeit des Eintritts der Bewegungsstörung unbekannt ist. Es ist aber von Wichtigkeit für das eventuelle Vorkommen jeder dieser drei denkbaren Anpassungsarten unanfechtbare Beweise zu erlangen.

Bei den höher gradigen Bewegungsbeschränkungen sind wir [**381**] in dieser Beziehung besser gestellt; hier war in der Mehrzahl der Fälle sowohl die Ursache als auch die ungefähre Zeit der Störung und damit der Causalnexus der Anpassungserscheinungen sicher erkennbar. Die Ursachen sind in Columne VI angegeben, und bestehen theils in rachitischen Verkrümmungen (Nr. 1 und 3), theils in Fracturen der Ulna, Nr. 2, 4, 5, 9. Der zwerghafte Wuchs der Glieder des Rachitischen lässt unzweifelhaft erkennen, dass die Affection hier, wie gewöhnlich in die erste Jugend fiel. Die Fracturen der Ellenbeine gehörten alten, sonst normal gestalteten Personen an, und noch vorhandene Kanten und Ecken an den Bruchstellen deuteten an, dass die Verletzungen nicht sehr viele Jahre vor dem Tode erfolgt sein, jedenfalls erst in der Zeit des Erwachsenseins stattgefunden haben konnten. Auffällig ist blos, dass bei Journ.-Nr. 60, laufende Nr. 2 u. 4, einem sehr kräftigen Manne die Affection doppelseitig vorhanden ist.

Betrachten wir zunächst die Verkürzungscoefficienten in diesen Fällen, so ist in keinem Falle eine vollkommene Anpassung eingetreten, da die Coefficienten von den normalen 60% auf 49%, 45%, 32%, ja im Falle höchster Beschränkung von blos 12° Bewegungsgrösse sogar auf 15% sinken. Da aber die Bewegungsbeschränkung

Digitized by Google

in diesem äussersten Falle bis auf $^1/_{18}$ der normalen Bewegungsgrösse herabgesetzt ist, so bekundet sich in dem Sinken des Verkürzungscoefficienten blos auf $^1/_4$ des Normalen immerhin noch eine sehr erhebliche Anpassung von fast $^3/_4$ der vollkommenen Anpassung; und Columne V zeigt wiederum dasselbe in anderer Weise, indem sie erkennen lässt, dass die vorhandene Muskellänge auch bei 60% Verkürzungsgrösse nur zu einer Bewegung von 48° statt von 160° zureichen würde.

Diese hochgradigen Fälle gestatten bei dem Bekanntsein der Ursache der Bewegungsstörung zu folgern, dass die Muskelverkürzung wirklich eine „Anpassungserscheinung" ist.

Um sie für die Beurtheilung des Vorkommens der aufgestellten drei Arten der Muskelanpassung trotz der Unvollkommenheit der thatsächlich vorhandenen Anpassungen verwerthen zu können, ist es erforderlich, genauer auf die specielle Natur der Fälle einzugehen. Dabei wird es aber nöthig sein, allerhand weitläufige Nebenuntersuchungen und -Berechnungen anzustellen, welche die Geduld der Leser in nicht geringem Maasse in Anspruch nehmen werden.

Zunächst ist zu bestimmen, auf welcher Seite überhaupt die Bewegungsbeschränkung liegt, ob auf Seite der Beugung oder der Streckung, da, wie wir sahen, im ersteren Falle keine Ge- [382] legenheit zur einfachen Schrumpfung gegeben ist, während im letzteren Falle die Schrumpfung allein 60% der vollkommenen Anpassung, also vielleicht alles, was hier an Anpassung vorhanden ist, herstellen kann.

Um diese Lage der Beschränkung beurtheilen zu können, bedürfen wir einer in allen Fällen bestimmbaren und vollkommen unveränderlichen Richtungslinie, auf welche die beiden Grenzen des Verkehrsterrains bezogen und dann mit den normalen Grenzlagen verglichen werden können.

Bei anderen Gelenken, z. B. beim Ellenbogengelenke, würden solche feste Linien nicht besonders zu suchen sein, da die Längsaxen der Knochen sie von selber abgeben. In unserem Falle dagegen, bei Drehung um die Längsaxe, fällt diese Begünstigung weg. Welcker[1])

[1]) H. Welcker, Ueber Supination und Pronation des Vorderarmes. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1875, S. 2.

Digitized by Google

hat für den gleichen Zweck die Stellung der ebenen Ausbreitung des Ligamentum interosseum benutzt. Aber diese Methode ist für genaue Messungen ein Mal zu unsicher in der Einstellung, und zweitens ist zu gewärtigen, dass bei vieljährigem Andauern von Deformationen in Folge des Umstandes, dass der Knochen trotz seiner Starrheit das anpassungsfähigste Organ ist, welches wir haben, zu gewärtigen, dass die Cristae interosseae und damit das Ligam. interosseum ihren ursprünglichen Ort verlassen; eine Vermuthung, welche sich als zutreffend erwies, worüber anderen Ortes ausführlicher berichtet werden wird. Weiterhin ist auch die Stellung grösster Breite des Vorderarmes, sowie selbst die Beziehung auf die Axe des Humeroulnargelenkes bei Verbiegungen der Knochen und bei Brüchen der Ulna mit nachträglicher Axendrehung des unteren Ulnarfragmentes nicht zu verwerthen.

Es mussten zwei Linien gefunden werden, für welche selbst bei den hochgradigen Verbiegungen und Torsionen an den Vorderarmen des rachitischen Zwerges und trotz des etwa 50jährigen Bestehens derselben die Präsumption der Constanz ihrer Bestimmungspuncte gemacht werden kann. Diese Präsumption nun können wir in diesen Fällen nur für wenige Puncte machen, zunächst für die Lage der Processus styloides ulnae et radii, sowie für die Axe des unteren Radioulnargelenkes selber. Denn wenn auch die Vorderarmknochen noch so verbogen und torquirt sind, die Lage der Axe des Ulnarköpfchens wird dadurch wohl am wenigsten verändert; und so lange die Beweglichkeit der Hand-
[383] wurzel um die normale Mittellage sich ergeht, so lange ist auch keine Veranlassung zur Veränderung der Lage der Processus styloides gegeben. Statt des Processus styloides Radii zog ich vor, die von ihm sich heraufziehende volare radiale Kante zu nehmen, welche für gewöhnlich zugleich die Abgrenzungskante der Ansatzfläche des M. pronat. quadr. bildet. Die Bestimmung der Axe des unteren Radioulnargelenkes muss unter Fixation der Ulna und Bewegung des Radius geschehen, sofern man bei der nöthigen Wegnahme der Hand die Cartilago triquetra der Sicherheit der Führung halber erhalten hat; und man nimmt den am meisten radial-

Digitized by Google

wärts gelegenen ruhenden Punct. Fixirt man dagegen, wie man von anderen Gelenken her zu thun geneigt ist, den die Pfanne bildenden Scelettheil, also hier den Radius, so bestimmt man bei Erhaltung der Cartilago triquetra gar nicht die Axe des Gelenkes, sondern nur den ganz von dem verschiedenen Ueberragen der Cartilago triquetra abhängigen, ihr anliegenden Ruhepunct des lig. subcruentum, welcher nur deshalb in die Gegend der Axe fällt, weil die Cartilago selber gewöhnlich annähernd in der Gegend dieser endigt (s. Bd. II, S. 227). Durch das Unbeachtetlassen dieser Unterscheidung erklärt sich wohl auch die Verschiedenheit in der Angabe der Lage dieser Axe bei den bezüglichen Autoren. Das Ende der Pronation findet übrigens stets nicht durch eine einfache Drehung statt, sondern ist mit einer „Progression" verbunden, welche bei Bestimmung der Axe natürlich nicht berücksichtigt wurde. Der Processus styloides ulnae wurde durch einige Schnitte an der Leiche frei präparirt und durch die Mitte seiner Dicke eine Nadel mit der Richtung auf die eben erwähnte Axe gestreckt; eine zweite Nadel wurde von der bezeichneten Kante des Radius auf die Axe gerichtet. Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass diese Bestimmungen stets erst nach Vollendung der übrigen Messungen vorgenommen wurden, da durch die dabei nöthige Durchtrennung des Brachiocarpalgelenkes die Beweglichkeit des Radioulnargelenkes etwas vergrössert wird; ein Fehler, welcher wenigstens für die Bestimmung der Verkürzungscoefficienten vermieden werden sollte.

Das mit dieser Methode gewonnene Resultat war ein sehr constantes. In fünf normalen Fällen lag die Grenze der Pronation bei Winkelstellungen von 130—138° beider Nadeln zu einander. Von dieser constanten Anfangsstellung erstreckt sich dann die Supinationsbewegung im Muskel 160°, also bis zu 290° Nadeldifferenz, nach rückwärts. Die gleiche Bestimmung in unseren pathologischen Fällen liess nun ungünstiger Weise erkennen, dass auch hier der Anfangspunct der Bewegung fast die gleiche [**384**] Lage hatte, sodass die Bewegungsbeschränkung fast blos durch Verkleinerung der Supination, also der Streckung der Muskelfasern bedingt war. In Folge dessen konnte immer der grösste Theil der

Digitized by Google

vorhandenen Muskelverkleinerung durch einfache Schrumpfung, also ohne Vergrösserung der Sehne, erreicht werden; und da zudem die Anpassung keine vollkommene war, so musste es zunächst zweifelhaft bleiben, ob eine sehnige Verkleinerung des Muskels vorgekommen war oder überhaupt vorkommt.

Am einfachsten möchte es scheinen, die eventuelle sehnige Verkleinerung der Muskeln direct durch Messung der Länge der Sehnen zu bestimmen, da hierbei die Sehnen sich entsprechend verlängert zeigen müssten, und danach die gefundenen Grössen, wie vorher die Muskellängen, wiederum auf die Breite des Vorderarmes zu beziehen. Columne IV auf Seite 602 enthält diese Quotienten. Die Betrachtung derselben ergiebt indess nicht das erwartete Resultat, vielmehr tritt gar nichts Sicheres hervor. Es wäre aber incorrect, daraus auf das vollkommene Fehlen einer Vergrösserung der Sehnen zu schliessen, denn sie kann, wenn auch vorhanden, so gering sein, dass sie gegenüber anderen die Sehnenlänge bestimmenden und variirenden Factoren nicht hervortritt. Letzteres ist in der That in Folge des Umstandes wahrscheinlich, dass die Ursprungssehne um den Knochen herumgewickelt ist. Bei dieser Lage pflanzt sich ihr Zug nothwendig weiter herum im Periost fort, wenn keine scharf abgrenzende Knochenkante vorhanden ist, wodurch nicht nur die Sehne scheinbar länger wird, sondern auch die Stelle ihrer ersten Anheftung um mehrere Millimeter verschieden aufgefasst werden kann.

Versuchen wir es daher auf andere Weise zu unserem Ziele zu gelangen, so kann berechnet werden, wie gross (unter der Voraussetzung ursprünglich normaler Beweglichkeit) in jedem einzelnen Falle nach der Lage der Bewegungsbeschränkung die Schrumpfung höchstens sein konnte; wird dann diese Grösse von der Grösse der wirklich stattgehabten Muskelverkürzung abgezogen, so zeigt der eventuelle Rest die nothwendige Grösse der „sehnigen Muskelverkürzung“ an. Die wirklich stattgehabte Muskelverkürzung ist aus der Differenz der vorhandenen Muskellänge und derjenigen, welche der Muskel nach den speciellen Verhältnissen des Falles bei normaler Bewegungsgrösse hätte haben müssen, bestimmbar. Wenn der auf diese Weise berechnete Ueberschuss der gesammten Muskelverkürzung

Digitized by Google

über die mögliche Grösse der einfachen Schrumpfung, gross genug sich herausstellt, um erheblich [385] die Fehlerbreite zu überschreiten, so dürfen wir auf eine Mitbetheiligung sehniger Verkürzung des Muskels an der Regulation schliessen.

Ehe diese Specialberechnung für die einzelnen Fälle unternommen werden kann, ist es aber unerlässlich, vorher zu bestimmen, wie der Gang der Verkürzung unseres Muskels verläuft; ob er von der maximalen Supination bis zum Ende der Pronation gleichmässig erfolgt, d. h. ob in jeder Phase der Bewegung auf jeden Winkelgrad der Pronation gleiche Muskelverkürzungen kommen, oder ob der Verlauf ein anderer ist. Diese Kenntniss ist uns nöthig um, die Grösse der stattgehabten Muskelverkürzung im Ganzen sowie die Grösse der möglich gewesenen Schrumpfung genau berechnen zu können. Die Untersuchung zeigte bald, dass die bezüglichen Verhältnisse an verschieden gelegenen Muskelfaserbündeln des Pronator sehr verschieden sind; daher wurde es weiterhin nöthig, an allen Muskeln vollkommen einander entsprechende Muskelbündel zu messen und der Berechnung zu Grunde zu legen. Deshalb wurden an den hier geschilderten Musculi pronatores quadrati immer blos die Bündel der oberflächlichsten Schicht und zwar blos der nach der Hand zu gelegenen Hälfte des Muskels zur Berechnung verwendet.

Die Messung der successiven Verkürzung unseres Muskels bei gleichen Winkelgrössen der Pronation ist wegen der Verdickung des Muskels während der Contraction und der daraus resultirenden Krümmung der oberflächlich gelegenen Fasern sehr schwierig und mit grossen Fehlern verknüpft.

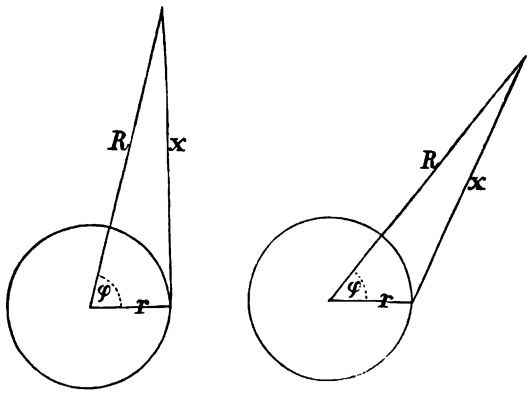
An zwei normalen Armen Erwachsener wurden bezügliche Messungen vorgenommen:

1. Pronation von	290° —	270° —	240° —	210° —	180° —	158° —	136°
Bewegungsgrössen	20°	30°	30°	30°	22°	22°	
Zugehörige Verkürzungen .	3,9 mm	4,2 mm	3,5 mm	5,5 mm	3,0 mm	2,5 mm	
Auf 1° beträgt die Verkürzung	0,18 mm	0,14 mm	0,12 mm	0,18 mm	0,14 mm	0,11 mm	
2. Pronation von	300° —	280° —	250° —	220° —	190° —	160° —	130°
Bewegungsgrössen	20°	30°	30°	30°	30°	30°	
Zugehörige Verkürzungen .	3,0 mm	3,8 mm	3,8 mm	3,4 mm	3,5 mm	2,9 mm	
Auf 1° beträgt die Verkürzung	0,15 mm	0,12 mm	0,12 mm	0,11 mm	0,11 mm	0,10 mm	

Digitized by Google

Man sieht, der Gang der Verkürzung ist kein gleichmässiger; im Allgemeinen scheint die Verkürzung von der maximalen Supination aus bei gleichen Winkelgraden allmählich abzunehmen, so dass sie zuletzt blos noch zwei Drittheile der anfänglichen Grösse beträgt. Da die Fehlerbreite bei diesen Messungen zu gross ist, oft fast an die Verkürzungsgrösse für 20° Bewegung heranreicht, so können wir denselben kein grosses Vertrauen schenken. Es empfiehlt sich daher, die gemessenen Werthe mit den theoretisch [**386**] ableitbaren Verkürzungsgrössen zu vergleichen und bei Uebereinstimmung beider in den Grenzfällen, dann für die Berechnung den letzteren den Vorzug zu geben.

Die Pronation erfolgt im Anfang, von 290°—210° oder auch bis 190° Winkeldifferenz unserer beiden Richtungslinien, rein unter „Abwickelung" der Sehne von der Ulna. Die Grösse der Abwickelung von einer Walze ist für den Winkel $\varphi = r\pi\frac{\varphi}{180}$, also proportional



dem Abwickelungswinkel und der Grösse des Radius, sofern dieser wie bei einer runden Walze constant ist; letzteres trifft freilich in unserem Falle nicht vollkommen zu, der Radius ändert sich etwas während der Abwickelung; doch können wir dies vernachlässigen. Ohne Bedeutung für die Abwickelungsgrösse ist die Länge des freien Stranges, eine Grösse, welche indessen sofort zu bestimmender Bedeutung gelangt, sobald die Abwickelung erschöpft ist und die weitere

Digitized by Google

Bewegung der beiden Theile gegen einander nur unter gewöhnlicher „Beugung" sich vollzieht. Die Abwickelung ist erschöpft, sobald die abgewickelte Sehne eine Tangente der Walze durch den Anheftungspunct der Sehne bildet, also wenn die Sehne rechtwinkelig zu dem nach dem Insertionspunct der Sehne gezogenen Radius r steht. Die Verbindungslinie R des anderen Endpunctes des Fadens mit der Axe R ist nun für den weiteren Gang der Bewegung von derselben Bedeutung, wie r, da beide jetzt sich einander nähern, ganz wie z. B. der Ursprung des M. brachialis int. sich bei der Beugung dem Ansatzpuncte nähert; und das Grössenverhältniss von R zu r ist für die Grösse der ihre Endpuncte verbindenden Linie x bei gegebenem Winkel φ bestimmend.

[387] $$x^2 = R^2 + r^2 - 2\,Rr\cos\varphi.$$

In unserem Falle ist R ziemlich genau gleich 4r. Demnach

$$x^2 = (17 - 8\cos\varphi)\,r^2$$
$$x^2 = r\sqrt{17 - 8\cos\varphi}$$

Ist $\varphi = 0$, so folgt $x = 3r$.

Der Anfangswinkel der Beugung ist bestimmt durch

$$x^2 = R^2 - r^2 = R^2\sin^2\varphi;\ \sin\varphi = \frac{1}{R}\sqrt{R^2 - r^2}$$

Bei $R = 4\,r$:

$$\sin\varphi = \sqrt{\frac{15}{16}}$$

$$\varphi = 75^0\,31'\,20''.$$

Also die „Beugung" beginnt mit einer Winkelstellung von R zu r von 75° 31′ 20″. Berechnen wir nun x für diese Stellung und für jede Verkleinerung von φ um 10°, so ergiebt sich:

		Differenz	Entsprechende Stellung unserer Nadeln
$\varphi = 75^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}868r$		
		0,169r	190°
$\varphi = 65^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}699r$		
		0,167r	180°
$\varphi = 55^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}532r$		
		0,157r	170°
$\varphi = 45^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}375r$		
		0,137r	160°
$\varphi = 35^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}238r$		
		0,111r	150°
$\varphi = 25^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}127r$		
		0,079r	140°
$\varphi = 15^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}048r$		
		0,042r	130°
$\varphi = 5^0\,31'\,20''$	$x = 3{,}006r$		

Digitized by Google

Die zuletzt beigefügte Zahlenreihe giebt die entsprechenden Beugungslagen unserer festen Richtungslinien am Vorderarme an.

Die Differenzen, welche die Verkürzungsgrössen von 10° zu 10° bei der Pronations-Beugung darstellen, sind sich also nicht gleich, sondern sie nehmen continuirlich ab und zwar anfangs langsam, dann schneller, und bei einer Beugung um 50° beträgt der Verkürzungswerth für gleiche Winkel blos noch $^2/_3$ und bei 60° noch die Hälfte des Anfangswerthes.

Vergleichen wir den Anfangswerth der „Beugung" für 10° mit der „Abwickelungsgrösse" für 10° bei gleichem r, so ergiebt

$$r\pi\frac{10}{180} = 0{,}176\,r$$

während die „Beugung" mit einer Verkürzung von 0,169r beginnt. Der Abfall der Verkürzung beim Beginne der Beugung ist also ein ganz geringer, und da unsere Bewegungsbeschränkungen nur in geringem Maasse, im Maximum nur etwa 30° in das Gebiet der Beugung übergreifen, so kann ohne wesentlichen Fehler die [388] gedachte Verkürzung im Gebiete der Bewegungshemmung als gleichmässig erfolgend angerechnet werden.

Beginnen wir mit dem Falle der geringsten beobachteten Beweglichkeit. Es betrifft den linken Vorderarm des rachitischen Zwerges von 56 Jahren, dessen Vorderarmknochen hochgradig verbogen und torquirt sind. Die Faserung des Pronator quadr. ist an der bezeichneten Stelle im Mittel 5 mm lang und verkürzt sich bei einer Pronation von 12° um 15%. Die 12° Bewegungsgrösse liegen unter Zugrundelegung der oben erörterten beiden festen Richtungslinien bei 169—149° Winkeldifferenz dieser Linien, während die normale Pronationsbewegung sich zwischen 290—130° vollzieht. Die „Abwickelung" geht von 290—190, die „Beugung" von 190—130°. Die Bewegungslage 161—149° entspricht danach der Bewegungslage der vierten Decade obiger Tabelle, welche den Verkürzungscoefficienten 0,137r hat.

Die 5 mm Faserlänge ergaben also bei 15% Verkürzung 12° Bewegung; demnach würden sie bei den normalen 60% Verkürzungsgrösse zu 48° ausreichen. Wenn wir diese nach beiden Seiten von der Mitte der vorhandenen Beweglichkeit, also von 155° aus ver-

Digitized by Google

theilen, so verbreiten sie sich über die 5 letzten Decaden der „Beugung", deren mittlerer Verkürzungscöfficient aber nur 0,124r beträgt. Dies berücksichtigt, reichen die 5 mm Faserlänge bei 60% Verkürzung zu einer Bewegung von 53°, also von 183—130°. Es fehlen demnach der Bewegung nach Seite der Supination noch 107° bis zur normalen Grenze von 290°. Der mittlere Verkürzungscoefficient ist für diese fast durchaus im Gebiet der Abwickelung liegende Strecke 0,175r für je 10° Bewegung; und die nöthige Muskelfaserlänge für diese Strecke von 290°—183° berechnet sich bei 60% Verkürzungsgrösse auf 14 mm, sodass für den normal langen und fungirenden Muskel des Vorderarmes unseres Zwerges eine Gesammtfaserlänge von 14 + 5 oder 19 mm sich ergiebt. Der mittlere Contractionscoefficient für diese ganze Bewegung berechnet sich auf 0,157r für 10°. Bei der Thätigkeit von 160° Pronation verkürzen sich diese 19 mm um 60% also 11,4 m; so viel könnte also auch die „Schrumpfung" des Muskels betragen, wenn der Arm bei maximaler Pronation erstarrte. Die wahre Bewegungsbeschränkung liegt aber bei 161°, sodass blos für 129° eine Schrumpfung eintreten könnte; und der Verkürzungscoefficient für diese Strecke beträgt 0,173r. Dies ergiebt eine wirkliche Schrumpfungsmöglichkeit von

$$\frac{11{,}4.\ 129.\ 174}{160.\ 157} = 10{,}2 \text{ mm}.$$

[389] Die Gesammtlänge der normalen Muskelfasern musste 19mm betragen; die bei der stattgehabten Bewegungsbeschränkung mögliche Schrumpfung betrug 10,2 mm, also müsste die Faser, wenn sonst keine Verkürzung stattgefunden hätte, 8,8 mm lang sein. Sie misst aber blos 5 mm; also muss ausser der sogen. „Schrumpfung" noch eine weitere Verkürzung der Muskelfaser des Pronator quadratus um 3,8 mm stattgefunden haben, welche somit in das Gebiet der „sehnigen Verkürzung des Muskels" fällt.

Auf dieselbe Weise ergiebt sich an dem anderen Arme derselben Person bei einer gleichfalls durch Knochenverbiegung bedingten Bewegungsbeschränkung auf 36° in der Lage 173°—137°, bei 9 mm Faserlänge und 38% Verkürzungsgrösse, dass die Muskelfaserbündel noch 3,8 mm kürzer sind als durch sogen. „Schrumpfung" mög-

Digitized by Google

lich war. Zugleich liegt hier die Bewegungsbeschränkung möglichst ungünstig, sodass bei eventueller falscher Bestimmung der Lage der maximalen Pronation, die gefundene Zahl nur noch grösser werden könnte. Beim andern Arme dagegen würde ein solcher Fehler bei ungünstigster Lage die Zahl 3,4 noch um 1,4 mm verkleinern können.

Der mit Journal. Nr. 60 bezeichnete Fall (s. Tabelle auf Seite 602, laufende Nr. 2 u. 4) betrifft beide Arme eines kräftigen Mannes. Die Ellenbeine sind beiderseits etwas geknickt; geringe exostosenartige Vorsprünge finden sich an den Knickungsstellen, von welchen dicke Bindegewebsstränge ausgehen, welche die Bewegung hemmen. Linkerseits beträgt die Bewegung 25° bei 11 mm Muskellänge und 23% Verkürzungsgrösse. Die Bewegung liegt bei 195 bis 170°, und die Rechnung ergiebt, dass die Muskelfaserbündel 5,3 mm kürzer sind, als durch blosse „Schrumpfung" möglich war. Rechterseits besteht Bewegung von 232—174° mit 15 mm Faserlänge und 32% Verkürzungsgrösse. Der Muskel ist 3 mm kürzer als die einfache Schrumpfung ihn hätte machen können.

Nr. 9 betrifft den linken Arm eines erwachsenen Mannes mit fast vollkommen geglättetem Bruch der Ulna. Die Pronation vollzieht sich von 270—180° bei 28 mm Faserlänge und 49% Verkürzungsgrösse. Die Schrumpfung konnte hier nur von sehr geringem Einfluss sein, da die Bewegungsbeschränkung hier vorzugsweise auf Seite der „Beugung" gelegen war; und so ergiebt sich, dass der Muskel 6,5 mm kürzer ist, als er durch Schrumpfung allein hätte werden können. Berechnen wir indessen, wie von uns in allen Fällen geschehen, die Schrumpfungsgrösse für den Fall, dass durch eine unbekannte Ursache der Processus styloides ulnae einen vom normalen abweichenden Ort erhalten habe und die Be- [390] wegungsbeschränkung doch rein auf Seiten der Supination stattgefunden habe, so wäre die Schrumpfung allein im Stande, die ganze vorhandene Muskelverkürzung hervorzubringen.

Berechnen wir schliesslich noch für Fall Nr. 5 mit 75° Bewegungsgrösse und 45% Verkürzung die normale Faserlänge und die mögliche Schrumpfung, so ergiebt sich für erstere die Länge von 37,1 mm, für letztere 8,7 mm. Nach Abzug dieser müsste der Muskel 28,4 mm

Digitized by Google

lang sein. Er ist aber blos 26,0 mm lang, so dass eine Verkürzung über die Schrumpfung von 2,4 mm resultirt.

Also in allen diesen Fällen war die „einfache Muskelverkürzung" d. h. ohne Vergrösserung der Sehne unzureichend, die vorhandene Verkleinerung der Muskeln herzustellen; und wir erhielten so durch Rechnung „sehnige Muskelverkürzungen" von 3,8 mm, 5,3 mm, 3 mm, 6,5 mm und 2,4 mm. Diese Resultate sind jedoch auf sehr weitläufigem Wege, auf dem noch dazu jeder Schritt durch Fehlerquellen unsicher gemacht wurde, gewonnen; und zudem mussten Mittelwerthe als Ausgangspuncte der Berechnung zu Grunde gelegt werden, eine Methode, welche nur bei sehr grossen Ausschlägen vollkommen zuverlässig ist. Deshalb vermögen wir diesen scheinbar recht befriedigenden Ergebnissen eine volle beweisende Kraft nicht zuzuerkennen; und nur der Umstand, dass in allen diesen Fällen hochgradiger Bewegungsbeschränkung das gleiche Resultat zu Tage tritt, verbürgt eine gewisse nicht geringe Wahrscheinlichkeit des Vorkommens der „sehnigen Muskelverkürzung", trotzdem in keinem unserer Fälle vollkommene Anpassung eingetreten ist. Aber der Werth unserer Berechnungen wird gerade für zwei der besten Beispiele, nämlich für die Mm. pronatores quadr. des rachitischen Zwerges, dadurch abgeschwächt, dass hier die Bewegungsbeschränkung in früher Jugend entstand. Indess selbst in diesem Falle ist eine sehnige Muskelverkürzung wenigstens für den Arm mit der hochgradigsten Bewegungsbeschränkung selbst im ungünstigsten Fälle nachweisbar. Bei einem kräftigen ausgetragenem Kinde beträgt nämlich die Muskelfaserlänge des Pron. quadr. schon bis 16 mm, welche bei Verkürzung um 60% nur bis auf 6,7 mm sich verkürzen können, während unser Zwerg nur 5 mm Faserlänge hat. Also selbst wenn, wie nicht anzunehmen ist, die rachitischen Verbiegungen in so frühem Stadium der Entwickelung stattgefunden hätten, hätte die vorhandene Verkleinerung nicht vollkommen durch „Schrumpfung" vor sich gehen können.

Die „einfache Verkürzung" oder „Schrumpfung" der Muskeln hat dagegen in fast [**391**] allen Fällen stattgefunden, wie Columne V (S. 602) deutlich zeigt; denn fast überall reicht die noch

Digitized by Google

vorhandene Muskellänge bei Annahme von 60% Verkürzungsgrösse nicht zur Ausführung der normalen Excursion von nahe an 160°. Nur in Nr. 7 können 158° erreicht werden, und die beiden Fälle der Nachbarschaft würden auch bedeutende Erweiterung des vorhandenen Bewegungsterrains bei voller Ausnutzung der vorhandenen Faserlänge zu 60% Verkürzung gestatten. Hier liegen offenbar frische Gelenkveränderungen, im Falle Nr. 7 wahrscheinlich erst wenige Zeit vor dem Tode entstandene Gelenksteifigkeit vor.

So haben wir die Beweise nachträglicher Verkürzung der Muskeln in der Hand, und erhalten durch den rachitischen Zwerg zugleich auch eine neue Bestätigung für das Kleinerbleiben, welches schon zur Evidenz aus den Muskelvarietäten sich ergeben hatte.

Directer Nachweis der „sehnigen Muskelverkürzung" bei Kyphosis.

Es erübrigt aber noch, einen unanfechtbaren Beweis für die nachträgliche Verkleinerung der Muskeln unter Verlängerung der Sehne zu erbringen. Die Gunst des Zufalles führte mir auch hierzu das nöthige Material zu und zwar in einer Vollkommenheit, wie sie das bestgelungene, zu diesem Zwecke angestellte Experiment nicht besser hätte bieten können.

Es ist die Leiche eines 153 cm langen, im Allgemeinen vollkommen wohlgebildeten greisen Mannes, dessen Brustwirbelsäule indess hochgradig „kyphotisch" gekrümmt ist. Die Musculatur desselben ist etwas über mittelstark und zeigt jene seltene prachtvolle dunkelrothe Farbe, der wir auf Grund physiologischer Analogien eine besonders hohe Kraft und Ausdauer zuzuschreiben geneigt sind.

Ich untersuchte die langen Rückenmuskeln, um die Natur der bereits von Virchow[1]) beschriebenen Veränderungen derselben bei Kyphose kennen zu lernen. Virchow fand in dem von ihm beschriebenen Falle von Kypholoscoliose die Muskelsubstanz des Longissimus dorsi auf der Höhe der Convexität fast vollkommen geschwunden; bei der microscopischen Untersuchung zeigten einige Fasern noch

[1]) Virchow. Die Zellularpathologie. 4. Aufl. 1871. S. 427 u. 428.

Digitized by Google

deutliche Querstreifung, während zahlreiche andere stark mit Fett durchsetzt waren. Weiter unten waren verfettete Fasern und Erfüllung des interstitiellen Bindegewebes mit Fett. Nach dieser Beschreibung wird man geneigt sein, die ganzen Erscheinungen einfach als in das Gebiet der bekannten Inac- [392] tivitätsatrophie gehörig aufzufassen, welche auf der Höhe der Convexität noch mit Druckatrophie combinirt ist; und das wird wohl in vielen Fällen auch das Wesentlichste sein. Indess empfiehlt es sich doch, eine genauere Untersuchung über die Localisation der Atrophie nicht zu unterlassen; und sie wird in den älteren Fällen, wenn auch wohl nur selten so deutlich als in unserem Falle, noch weitere Auskunft über die Natur der Veränderungen ergeben.

Bei der Betrachtung der Oberfläche des freigelegten Longissimus unserer Leiche zeigte sich ein dem von Virchow beschriebenen ähnlicher Befund. Auf der durch die achte Rippe gebildeten Höhe der Convexität der Kyphose, und auch etwas nach oben und nach unten von ihr, ermangelt der Longissimus der normalen musculösen fleischig rothen Beschaffenheit, und die daselbst vorhandenen Faserstränge sind von grauröthlicher trüber Farbe. Nach unten aber gehen sie in normale dunkelrothe Muskelsubstanz über, um schliesslich unten ebenso wie oben in die normalen, weiss atlasglänzenden Sehnen auszulaufen. Unter dem Microscope erweisen sich die „grauröthlichen" Faserstränge als aus parallel geordneten gewellten Fasern bestehend, welche in verdünnter Essigsäure aufquellen und sich aufhellen, genau wie die Fasern der normalen weissen Sehnen, in die sie continuirlich übergehen. Unterschieden sind sie von den normalen Sehnenfasern nur durch viel feinere Wellung und durch eingelagerte, oft in Längsreihen geordnete Haematoidinkörnchen und -Schollen, sowie durch allerhand anderen körnigen Detritus zwischen den Fasern. So erklärt sich das trübe Aussehen und die röthliche Farbe dieser neugebildeten Sehnenfasernstücke. Jeder so beschaffene Sehnenstrang ist dicker als die normale Sehne, in welche er ausläuft, etwa noch 1—2 Mal so dick im Querschnitt, dagegen stets beträchtlich, etwa 10 Mal dünner als die Muskelsubstanz, in welche er sich fortsetzt. Die Muskelfasern selber

Digitized by Google

verhalten sich durchaus normal; sie sind wie in jedem Muskel von ungleicher Dicke; mittelstarke, noch sehr dünne und ungewöhnlich dicke liegen bei einander und zeigen sehr schöne Querstreifung. Nur innerhalb sehr weniger Muskelfasern finden sich Körnchen, welche auf abnorme regressive Vorgänge zu deuten scheinen. Die Conservirung der im Uebrigen zum Unterricht verwendeten Leiche war durch Injection mit der SCHIEFFERDECKER'schen concentrirten Salzlösung in sehr vollkommener Weise geschehen, und daher selbst nach wochenlangem Liegen die microscopische Strúctur sehr wohl erhalten. Diese microsco- [393] pische Beschaffenheit der grauröthlichen Stränge wurde durch zahlreiche Untersuchungen als durchgehend erkannt; viele in Verbindung mit den beiden normalen Sehnen und mit den normalen Muskelfasern herauspräparirte Stränge wurden in ihrer ganzen Länge successive unter dem Microscope besichtigt und so macro- und microscopischer Befund mit einander verglichen.

An der Hand beider Untersuchungsmethoden wurde nun folgender wichtige Befund über die „Oertlichkeit" dieser *„sehnigen Metamorphose oder Substitution" der Muskelnfasern* festgestellt.

Auf und neben der Höhe der Convexität der Kyphose bildete die sehnige Metamorphose die ganze oberflächliche Schicht des M. longiss. dorsi, so dass man geneigt ist, die Erscheinung als eine einfache „Druckatrophie" aufzufassen. Diese Auffassung muss aber sofort aufgegeben werden, sobald man zwischen diesen Strängen in die Tiefe dringt; denn hier, an den Stellen, wo der Druck am stärksten sein muss, findet man direct über die achte Rippe gespannt, dunkelrothe, normale Muskelsubstanz. Weiterhin zeigt sich die sehnige Veränderung auch viel weiter unten, an Muskelbündeln, welche überhaupt nicht gekrümmt also nicht gedrückt werden, sondern sich an die Rippen unterhalb der Convexität ansetzen. Das Gleiche gilt für den M. semispinalis und spinalis.

Die Localisation der sehnigen Veränderung in Bezug auf die einzelnen Muskelfaserbündel, in welche diese neugebildeten Sehnenstränge auslaufen, ist sehr verschieden; sie ergiebt sich aus der nebenstehenden Tabelle. Bald liegt die Muskelfaser zwischen zwei gleich

Digitized by Google

langen neuen Sehnen, bald ist die der Convexität nähere neue Sehnenstrecke die längere, bald ist sie die allein vorhandene. Mag aber die neue Sehnenstrecke oben oder unten liegen oder sich irgend wie auf beide Seiten vertheilen, immer [aber ist sie am „Ende" des Muskelfaserbündels, nie im Verlaufe desselben und stets].ist innerhalb jedes gemeinsam entspringenden und inserirenden Muskelfaserbündels die neue sehnige Substanz für alle Muskelfasern „gleich lang". Muskel plus neue Sehne dagegen entsprechen in ihrer Gesammtlänge annähernd der Länge gleich gelegener Muskelbündel an einen zum Vergleiche benutzten normalen Menschen. Beim Longissimus dorsi sind die sonst 9—10 cm langen Muskelbündel blos noch 2,8—2,2 cm lang unter 7,0—6,3 cm langer sehniger Metamorphose der Enden; beim Spinalis sind z. B. noch 0,8 bis 4 cm Muskelfleischlänge vorhanden bei 3,6 cm langer Metamorphose der Enden.

Muskel	Ansatz	Untere neugebildete Sehne	Muskel	Obere neugebildete Sehne
Longiss.	9. Rippe	3,5 cm	2,8 cm	3,5 cm
derselbe	derselbe	6,9	2,8	0
derselbe	11. Brustwirbel	5,2	2,2	1,3
derselbe	derselbe	4,3	2,2	2,1
Spinalis	1. Lenden- bis 8. Brustwirbel	3,6	0	3,6
derselbe	1. Lenden- bis 6. Brustwirbel	2,5	0,8	1,2
derselbe	3. Lenden- bis 6. Brustwirbel	1,9	2,3	2,5
derselbe	2. Lenden- bis 6. Halswirbel	2,2	4,1	1,2
Multifidus	8.—5. Brustwirbel	1,2	1,4	0
Semispinalis	7. Brust- bis 4. Halswirbel	0	3,7	1,4
derselbe	derselbe	0,8	3,7	0,6
derselbe	derselbe	1,4	3,7	0
Iliscostalis	Becken bis 5. Rippe	0	6,5	4,0

Die Beweglichkeit der Anheftungsstellen war leider nicht mehr genau festzustellen, da für Unterrichtszwecke das Sternum herausge-

Digitized by Google

nommen und das Becken abgetrennt war. Trotzdem liess sich sicher beurtheilen, dass an denjenigen Muskelbündeln, welche über beweglichere Strecken verliefen, welche die Lenden- oder die Halswirbelsäule mitbewegen, die Muskeln weniger durch die sehnige Veränderung verkürzt waren, als an anderen Stellen, welche [394] in höherem Maasse durch die kyphotische Fixation der Wirbel der Beweglichkeit beraubt waren. So zeigten sich die Fasern des M. longiss. zur zwölften Rippe, sowie die des Semispinalis capitis gar nicht sehnig verändert; während dagegen der von den unteren zu den oberen Brustwirbeln verlaufende Theil des Semispinalis mit blossem Auge nur noch ganz geringe fleischige Strecken erkennen lässt, welche zudem unter dem Microscop sich als aus Längsfibrillen bestehend erweisen, die sich zwar mit Essigsäure nur wenig aufhellen, aber auch keine Querstreifung erkennen lassen und durch Reihen von Haematoidkörnchen von einander getrennt sind. Vielleicht haben wir hier noch nicht leimgebend gewordene, aus den Muskelprimitivfibrillen hervorgegangene Fasern im Sinne Stricker's [1]) vor uns. Von diesem Extreme finden sich nun mit der Zunahme der Beweglichkeit nach oben und unten alle Grade der Ausdehnung der sehnigen Metamorphose bis zum vollkommenen Fehlen derselben an der in ihrer Beweglichkeit nicht geschmälerten Lenden- und Halsgegend. Bezüglich des M. iliocostalis ist zu erwähnen, dass nur die vom Becken zum Thorax verlaufenden Muskelfasern sehnige Verkürzung erfahren haben und zwar in um so ausgedehnterem Maasse, je weiter oben am Thorax sie inseriren; während die von den unteren Rippen entspringenden und an den oberen Rippen inserirenden Fasern keine sehnige Veränderung erkennen lassen. Dies rührt wohl daher, dass der Thorax bei der hochgradigen Kyphose im Ganzen dem Becken genähert worden ist, während die Beweglichkeit der Rippen gegeneinander keine erhebliche Verringerung erfahren hat.

[395] Die Bedeutung dieses Befundes kann nicht zweifelhaft sein. Es ist durch die Kyphose eine hochgradige Verminderung, an einigen Stellen vollkommene Aufhebung der Beweglichkeit eingetreten und

1) S. Stricker. Vorlesungen über allgemeine und experimentelle Pathologie. Wien 1878, S. 365.

Digitized by Google

entsprechend dieser Verminderung sehen wir die Muskelfasern von den „Enden" aus verkürzt, bei Erhaltung oder nachträglicher Wiederherstellung der normalen Dicke und Beschaffenheit; an der Stelle der fehlenden Muskelsubstanz findet sich neugebildete Sehnensubstanz, welche von normaler Sehnensubstanz nur durch einige accessorische Eigenschaften unterschieden ist. Diese „sehnige Muskelverkürzung" findet meist an beiden Enden der Fleischfasern, aber nur selten in gleichem Maasse statt; weniger häufig befindet sich die Veränderung blos auf einer Seite der Fasern, [nie findet sie sich im Verlaufe des Muskelfaserbündels also von beiden Seiten in Muskelsubstanz übergehend; sodass ihr Wesen am besten als *„sehnige Metamorphose der Muskelfaserenden"* bezeichnet wird].

Die wahrgenommene ungleiche Vertheilung dieser sehnigen Metamorphose auf die beiden Enden der Muskelfasern scheint, wie hier blos nebenbei bemerkt sei, eine Anpassung an die Raumbeengung, also an den Druck der benachbarten Theile aufeinander zu sein, derart, dass sich die durch andere Ursachen bedingte Muskelveränderung an diesen Stellen als Prädilectionsstellen localisirt [und eine *secundäre Fiederung* bewirkt (s. S. 269, 586 u. 596)].

Besonders günstig ist im vorliegenden Falle, ausser dem offenbar langen Bestehen der Affection und dem Mangel jeder Entzündung, der Umstand, dass die Kyphose die Muskeln nicht, wie bei [**396**] den Pronatoren der Fall war, im Zustande der Verkürzung, sondern im Zustande der Streckung in ihrer Bewegung beschränkte, so dass zur einfachen Schrumpfung keine Gelegenheit gegeben war. Ebenso wichtig ist vielleicht der weitere Umstand, dass das Individuum mit seiner Kyphose nicht den begüterten Ständen, sondern der arbeitenden Klasse angehörte. Im anderen Falle würden durch die übliche Schonung und Verweichlichung solcher alsdann ewigen Patienten die langen Rücken-Muskeln der Inactivität und damit im Ganzen der Inactivitätsatrophie verfallen sein. Mit jeder längeren Inactivität ist aber bekanntlich ein Circulus vitiosus eingeleitet. Die nicht gebrauchten Theile werden

Digitized by Google

schwach und danach schon bei geringen Anstrengungen schmerzhaft, wenig widerstandsfähig, somit immer weniger brauchbar und gebraucht; sie verfallen der einfachen Atrophie und schliesslich der *Allotrophie*, einem niederen Zustand, in welchem sie, ohne noch Fleischprismen zu enthalten, viele Jahre lang fortleben können, wie wir das an ankylotischen Beinen oder an Amputationsstümpfen nicht selten zu sehen Gelegenheit haben.

Hier aber war das Individuum auf kräftige Thätigkeit angewiesen; die Theile blieben daher gesund und widerstandsfähig, soweit sie gebraucht wurden; so dass auch der gesteigerte Druck, welcher durch Spannung der Muskelfaserbündel über die Convexität entstand, ihnen nichts anhaben konnte. Wo die Muskeln dagegen nicht gebraucht wurden und sich daher nicht normal zu erhalten vermochten, blieb in Folge dieser kräftigen Thätigkeit der übrigen Theile weder Raum noch Ruhe zu dem allotrophischen Leben, in welches die inactiven Theile verfallen; der Druck nöthigte sie zum Schwund, und der kräftige Zug der thätigen Theile der Muskelfasern veranlasste Sehnenbildung in den unthätigen Theilen oder an der Stelle derselben. Statt der wahrscheinlich normal lang bleibenden aber verfetteten, atrophischen und allotrophischen Muskelfasern wohlhabender, gepflegter Individuen, entstanden hier verkürzte thätig-dicke, in ihrer Qualität normal beschaffene Fasern, welche sich in neugebildete Sehnen fortsetzten, die unter der Einwirkung des kräftigen Zuges entstanden waren.

Nachdem dieses Resultat über die nachträgliche Muskelverkürzung unter Neubildung von Sehnensubstanz gewonnen worden war, entschloss ich mich, zum Vergleiche auch noch eine Hälfte des Rückens des rachitischen kyphoscoliotischen Zwerges, welcher für eine andere Untersuchung aufbewahrt war, zu verwenden. Es zeigten sich auch hier die Muskeln gut ausgebildet, selbst auf der Convexität der Krümmung und ganz wie im vorstehenden Falle, ent- [**397**] sprechend der Verminderung der Beweglichkeit mehr oder weniger, im Maximum bis auf $^1/_3$ des Normalen verkürzt. Wie erwartet, trat aber hier in Folge der Entstehung der Affection in früher Jugend als Unterschied hervor, dass an den Sehnen

Digitized by Google

keine Verschiedenheit ihrer Theile kenntlich war, dass jede Sehne in ganzer Länge gleiche Dicke und weisse atlasglänzende Beschaffenheit darbot. So haben wir also zu der vorher beobachteten „nachträglichen Muskelverkürzung" unter Verlängerung der Sehne auch noch ein evidentes Beispiel der Sehnenverlängerung beim „Zurückbleiben des Muskelwachsthums" gewonnen.

III. „Morphologisches" Maass der regulirten Muskellänge.

Da die Muskeln ihre Länge functionell verändern können, so ist zu fragen, was eigentlich der morphologische Ausdruck der Muskellänge ist, und im Speciellen unseres Themas, worin „morphologisch" das nachträgliche Kleinerwerden der Muskeln mit und ohne Sehnenverlängerung besteht.

Im bisherigen Verlauf der Untersuchung ist als Muskellänge immer der Abstand der beiden Sehnenenden in extremen Zuständen der Entfernung und Näherung derselben von einander bezeichnet worden, ohne dass wir uns mit der Beschaffenheit des dazwischen eingeschalteten Muskels selber befasst haben. Dies wird jetzt nachzuholen sein.

Dabei entsteht zunächst die Frage, wie soll überhaupt „morphologisch" die Länge eines Gebildes fest bestimmt werden, das functionell seine Länge um 85% (nach Weber), oder um noch mehr (nach Engelmann), vom Zustande stärkster ertragener Dehnung aus gerechnet, verändern kann? Ist es im physiologischen Ruhezustand zu messen? Diesen können wir aber leider schon experimentell nicht genau herstellen, geschweige denn, dass sich unser Leichenmaterial in demselben befunden hätte. Oder sollen wir den Zustand der stärksten möglichen postmortalen Dehnung des isolirten Organes als Ausgangspunct nehmen? Dabei aber bestimmen wir nicht einen Zustand der Muskelsubstanz, sondern des interstitiellen Bindegewebes (s. S. 182 Anm.) und des Sarcolemmas und verfallen somit in denselben Fehler wie Ed. Weber bei Aufstellung seines paradoxen Gesetzes von der grösseren Dehnbarkeit des thätigen als des unthätigen Muskels, indem wir ganz verschieden Bedingtes unter einem gemeinsamen Principe vereinigen. Es sei aber nicht unterlassen zu erwähnen,

Digitized by Google

dass in der That unsere als verkürzt bezeichneten Muskeln, auch nach dem Herausschneiden bei geringem Zug nicht länger wurden als die maximale Entfernung beider Sehnenenden betrug, so dass dadurch allerdings ein wirkliches, der Verlängerung des Abstandes der Sehnenenden entsprechendes Kürzersein sich augenscheinlich darstellt.

Aber worin besteht dieses Kürzersein, soweit es die Muskel- [398] substanz angeht? Ist es etwa blos ein dauernd gewordenes Contractionsphänomen?

Um diese Fragen beantworten zu können, muss zunächst die *„Länge" der* normalen Muskeln *„morphologisch"*, d. h. unabhängig von den wechselnden functionellen Zuständen *ausgedrückt werden.*

Dies kann nur geschehen durch Berücksichtigung der morphologischen Elementartheile der Muskeln, der Fleischprismen und zwar durch die „Zahl" derselben, soweit sie hintereinander liegen und so die Länge des Muskels unabhängig von seinen verschiedenen physiologischen Zuständen constituiren. Diese Zahl ist zu bestimmen, indem man bei gemessener äusserer Länge des Muskels an Theilen desselben unter Vermeidung jeder Dehnung microscopisch die mittlere Höhe der Fleischprismen oder der Querscheiben bestimmt und mit dieser Grösse in die Gesammtlänge dividirt. Aber die so für die einzelnen Muskeln gewonnenen Zahlen sind wiederum blos dann unter einander direct vergleichbar, wenn nachgewiesen ist, dass die Fleischprismen aller zu vergleichenden Muskeln in gleichen physiologischen Zuständen gleich gross sind. Von solchen Zuständen können wir an der Leiche mit einiger Wahrscheinlichkeit der Vergleichbarkeit blos die beiden extremen Zustände erkennen, den Zustand höchster Verkürzung und den Zustand grösster Verlängerung. Besonders das letztere wird voraussichtlich in jedem Muskel sich finden, da die intramortalen Contractionen stets wellenförmig ablaufen und daher die nicht verkürzten Theile passiv dehnen müssen. Sind aber die längsten Fleischprismen in den verschiedenen Muskeln ungleich, so wird diese Differenz für eine genaue Vergleichung mit in Rechnung zu ziehen sein.

Es soll an dieser Stelle nicht auf die Feinheiten dieser schwierigen

Digitized by Google

Untersuchung und auf die Vermeidung der Fehlerquellen eingegangen und ebensowenig die hierbei zur Geltung kommende structurelle Wirkung der Todtenstarre und ihrer Lösung erörtert werden, da in unseren Fällen die Verhältnisse in so grossen Veränderungen sich abspielen, dass für die Beurtheilung des Principiellen des Geschehens diese Feinheiten nicht in Betracht kommen. Wohl aber wird das hier Unterlassene bei einer anderen späteren Gelegenheit eingehend nachzuholen sein.

Das kurz gefasste Resultat, der an den verkürzten Pronatores quadrati des rachitischen Zwerges und der anderen oben ausführlicher berechneten Fälle, sowie an den gleichfalls verkürzten Rücken-Muskeln des Kyphotischen und an den abnorm langen Muskelvarietäten angestellten Messungen, ergab nun, dass die mittleren und die extremen [**399**] Grössen der Fleischprismen bei den verkürzten oder verlängerten Muskeln so wenig von denen der normalen Muskeln abweichen, dass der Grössenunterschied der ganzen Muskeln, wenn überhaupt, so nur zum allergeringsten Theile auf eine Verkleinerung resp. Vergrösserung der Fleischprismen zurückgeführt werden könnte; ein Resultat, welches trotz der beträchtlichen Fehlerquellen der Methode in Folge der grossen Verkürzung vieler unserer Muskeln auf $^1/_3$ ihrer natürlichen Länge unzweifelhaft festzustellen war.

Im Wesentlichen besteht danach die von uns als eine Anpassung an verminderte Bewegungsgrösse *nachgewiesene Muskelverkürzung morphologisch* in einer entprechenden *Verminderung der „Zahl" der die Muskellänge constituirenden Fleischprismen* ebenso, wie die *Muskelverlängerung bei Varietäten auf einer Vermehrung derselben beruht.*

Somit haben wir das „morphologische" Wesen der Regulation der Muskellänge erkannt; dasselbe hat sich in der Hauptsache als ein einheitliches erwiesen in allen von uns unterschiedenen Fällen, sowohl beim Grösserwerden, wie beim Kleinerbleiben, bei dem nachträglichen Kleinerwerden mit und ohne Verlängerung der Sehne. Ich will noch hinzufügen, dass diese letztere Distinction, das Kleinerwerden der Muskeln „mit" und „ohne" Verlängerung der Sehne, mit dieser Einheitlichkeit der Vorgänge im Muskel in Bezug

Digitized by Google

auf diesen schon einen Theil ihres Werthes verliert. Ich werde demnächst Mittheilungen zu machen haben, welche ihr auch noch den grössten Theil ihrer übrig gebliebenen Bedeutung entziehen und sie in Bezug auf den Muskel fast blos als eine analytische Hülfsannahme erscheinen lassen[1]).

B. Theorie der Selbstregulation der morphologischen Länge und Dicke der Muskeln durch den Act der Function.

In Vorstehendem ist festgestellt worden, dass die morphologische Länge der Muskeln nach dem Maasse der Beweglichkeit ihrer Enden regulirt wird, sowohl während des Wachsthums des Individuums, wie nach dem Aufhören des allgemeinen Körperwachsthums, sowohl in progressiver wie in regressiver Weise.

Wodurch wird nun diese Regulation veranlasst, wodurch und wie wird sie vermittelt?

Da es zweckmässig ist, eine Erklärung, welche der Wahrheit nahe kommen soll, nicht auf eine einzige Thatsache zu basiren und allein für deren Ableitung einzurichten, sondern sie möglichst [400] vielseitig zu fundiren, so wollen wir bei unserer Erklärung noch eine andere Art morphologischer Selbstregulation der Muskeln in Berücksichtigung ziehen, die Regulation der **Muskeldicke.** Die Thatsache, dass die Dicke der Muskeln nach dem Maasse ihrer functionellen Inanspruchnahme regulirt wird, bedarf keiner neuen Bestätigung. Aber es bleibt noch die für uns wichtige Frage zu erledigen, wie sich bei dieser Regulation der Dicke die Länge des Muskels verhält; ob diese letztere nicht zufolge des interstitiellen Muskelwachsthums, welches einen Körper am einfachsten nach allen

[1]) Siehe ferner die mit Bezug auf die vorliegende Abhandlung angestellte interessante experimentelle Untersuchung E. J. Marey's, welcher Kaninchen ein Stück des Calcaneus resecirte, um den Hebelarm des Gastrocnemius zu verkleinern und danach beobachtete, dass sich die Muskelfasern verkürzten, der Muskelbauch verdickte und die Achillessehne verlängerte. So wurde der ursprünglich schlanke, dem Gastrocnemius der Neger ähnliche Muskel zu der Form dieses Muskels bei Weissen umgewandelt. Recherches experimentales sur la morphologie des muscles. Compt. rend. de l'acad. T. 105, 1887, S. 446 und: Des lois de la morphogénie chez les animaux. Archiv. de Physiol. 5. série, I. 1 et 2 S. 88. Janv. et Févr. 1889.

Digitized by Google

Richtungen des Raumes in gleicher Weise auszudehnen tendiren wird, zugleich eine Aenderung erfährt. Und weiterhin ist auch noch das Umgekehrte festzustellen; wie sich bei der Regulation der Länge die Dicke der Muskeln verhält.

Die Regulation der Muskeldicke angehend, so ist bekannt, dass gar nicht oder nur sehr wenig gebrauchte Muskeln sehr dünn bleiben, dass also schon zur Ausbildung einer normalen mittleren Muskelstärke ein gewisses Maass von Function unerlässlich nöthig ist, wenn auch dieses Maass je nach den vererbten Qualitäten des Muskelgewebes zur Ausbildung derselben Muskeldicke, im einen Falle ein viel grösseres sein muss als im anderen[1]). In Folge dieser hochgradigen Abhängigkeit der Muskeldicke von der Function können am erwachsenen Menschen alle gesund aussehenden Muskeln als in ihrer Stärke [grösstentheils] von dem Maasse ihrer Function bestimmt angesehen und zu einem [annähernden] Vergleiche des Verhaltens der Ausbildung der „Länge" bei „Activitätshypertrophie der Dicke" verwendet werden.

Dagegen ist die reine Inactivitätsatrophie für sich allein eine so seltene Affection, dass es schwer sein würde, das nöthige Material für unseren Zweck zu beschaffen, wenn wir nicht das, allerdings stark mit Inanitionsatrophie combinirte gewöhnliche atrophische Material der anatomischen Anstalten in Verwendung ziehen wollten. Indess glaube ich, dass letzterer Umstand für eine Annäherung ersten Grades, für blosse Feststellung des ersten Hauptfactors der Regulation nicht nur ohne Schaden übersehen werden kann, sondern geradezu als ein Vorzug zu betrachten ist; letzteres deshalb, weil nach den allerdings wenigen von mir an Muskeln angestellten Untersuchungen, welche der reinen Inactivitätsatrophie verfallen waren,

[1]) Diese Verschiedenheiten der ererbten Anlagen können so erheblich sein, dass in der einen Familie die Kinder trotz motorischer Faulheit dickere und sogar auch kräftigere Muskeln entwickeln als in einer anderen Familie, deren Kinder sehr agil sind und kräftig turnen; ja sogar bei Geschwistern kommen sehr erhebliche Verschiedenheiten der ererbten Muskelbildungscoefficienten (s. S. 203) vor. Auch ist offenbar die qualitative Leistungsfähigkeit der Muskeln bei verschiedenen Familien oder Individuen sehr verschieden, denn es gibt Personen mit schlanker Muskulatur aber hoher Leistungsfähigkeit und Personen mit dicker Muskulatur und geringer Leistungsfähigkeit.]

Digitized by Google

[401]

Tabelle II.

Musc. bicipit. brachii capita brevia.

Nr.	Querschnitt des Muskels	Muskelfaserlänge	Länge des Humerus	Die Muskelfaserlänge auf 30 cm Länge des Humerus berechnet
	□ cm	cm	cm	cm
1	6,0	14,0	30,2	14,0
2	4,7	15,5	33,9	13,6
3	4,0	17,5	33,8	15.5
4	3,8	15,7	31,2	15,1
5	3,3	14,7	29,7	14,9
6	3,2	11,6	28,6	12,2
7	3,1	12,2	29,3	12,5
8	3,0	11,3	30,1	11,2
9	3,0	14,3	31,8	13,8
10	2,4	12,6	27,8	13,6
11	2,4	14,5	32,7	13,3
12	2,2	10,5	28,2	11,2
13	2,2	15,5	32,1	14,5
14	2,0	13,2	28,2	14,0
15	1,9	16,1	33,0	14,6
16	1,8	12,4	29,7	12,5
17	1,3	13,5	25,6	15,8
18	1,0	16,3	28,9	16,9
19	0,9	11,6	29,0	12,0
20	0,6	14,1	28,6	14,8
21	0,4	12,0	28,2	12,7
22	0,3	12,7	27,5	13,5

Tabelle III.

Musc. supinatores longi.

Nr.	Querschnitt des Muskels	Längstes Muskelfaserbündel	Länge der Ulna	Die Muskellänge auf 25 cm Länge der Ulna berechnet
	□ cm	cm	cm	cm
1	4,0	24,2	28,9	20,9
2	3,6	24,4	28,5	21,4
3	3,0	21,9	25,1	21,8
4	2,4	24,2	26,0	23,3
5	2,1	21,2	21,5	24,7
6	2,1	25,5	29.1	22,0
7	2,0	26,3	26.6	24,7
8	1,5	20,0	25,3	19.8
9	1,4	21,5	25,0	21,5
10	1,2	25,6	26,3	24,0
11	1,2	24,8	26,4	23,5
12	0,9	22.0	24,3	22,6
13	0,9	25,6	25,2	25,5
14	0,8	26,0	26,5	24,9
15	0,6	20,8	23,6	22,0
16	0,6	24,4	27,0	22,6
17	0,5	20,7	23,3	22,2
18	0,4	20,7	24,1	21,3
19	0,4	24,2	27,3	22,2
20	0,3	19,7	22,2	22,1

Digitized by Google

anzunehmen ist, dass in diesen Fällen die Länge durch äussere Momente gerade in umgekehrtem, der Atrophie widersprechenden Sinne beeinflusst wird.[1])

[**402**] Tabelle II enthält die Resultate, welche an den kurzen Köpfen der Musc. bicipites brachii von 22 erwachsenen, normal beweglichen Menschen durch Messung bei gestrecktem Vorderarm und an die Seite des Rumpfes angelegtem Oberarm gewonnen wurden. Bei einer Aenderung der „Querschnitte" der Muskeln um das Zwanzigfache oder also der Durchmesser um das 4,4fache variiren schon die absoluten „Längen" der Muskelfaserbündel verschieden grosser Menschen nur um die Hälfte; und wenn die Verschiedenheit der absoluten Grösse der Individuen eliminirt wird, indem man diese Muskellängen auf gleiche Längen der Armknochen reducirt, so sind die Längenunterschiede noch geringer 11,2 : 15,5. Die noch verbleibenden Unterschiede aber vertheilen sich ganz regellos, gehen in keiner Weise mit den Aenderungen der Muskeldicke zusammen.

Fügen wir zu diesem an einem in sich gleichlang-fleischfaserigen zweigelenkigen Muskel gewonnenen Befunde noch die Messungen der längsten Faserbündel eines eingelenkigen, ungleichlangfaserigen Muskels, des M. supinator longus s. brachioradialis bei gestrecktem Arm hinzu, so erhalten wir ganz dasselbe Resultat. Die Querschnitte schwanken, wie Tabelle III erkennen lässt, um das Dreizehnfache, die Durchmesser also um das 3,5fache, ohne dass die Längen sich mehr als um ein Viertel verändern, und die letzteren Schwankungen stehen wiederum in keiner Beziehung zu denen der Dicke.

[1]) Diese Angabe bezieht sich auf zwei Fälle einseitiger Anchylose des Kniegelenkes. In dem einen Falle, einer rechtwinkeligen Stellung bei einem Manne, ergab der Vergleich des afficirten mit dem normalen Bein, dass an ersterem Beine, jedenfalls in Folge der Atrophie der Muskeln, die Achillessehne um 6 cm geschrumpft war. Im anderen, vielleicht nicht so lange bestehenden Falle war die Sehnenschrumpfung auch nachweisbar, betrug aber blos 2 cm. Dieses Verhalten bei Aufhebung der Beweglichkeit im Gelenk ist gewiss sehr lehrreich, um so mehr, wenn man damit das oben erörterte Verhalten bei blosser Beschränkung der Beweglichkeit vergleicht, wo die Sehne länger wurde. Solche Sehnenschrumpfung fand auch E. J. Marey (Recherches experimentales sur la morphologie des muscles. Compt. rend. bebd. d. l'ac. des sc. T. 105. 1887. S. 446.]

Digitized by Google

Die Bewegungsgrösse der Gelenke ist in diesen Fällen nicht besonders gemessen, sondern blos durch passive Ausführung der möglichen Bewegungen als nicht wesentlich beschränkt beurtheilt worden; trotzdem aber können geringe Schwankungen auch dieser Grösse vorhanden gewesen sein, und von ihnen sind wohl die gefundenen Ungleichheiten der Muskellänge zum Theil abzuleiten.

Aus beiden Tabellen ergiebt sich also evident, dass *bei der Zu- und Abnahme der „Dicke" der Muskeln* durch Zu- und Abnahme der bezüglichen Functionsgrösse *die „Länge" der Muskeln nicht verändert zu werden braucht;* und weiterhin folgt aus den untersten Zahlen jeder Tabelle, dass dasselbe auch bei der Inanitionsatrophie zu gelten scheint.

Tabelle IV.

Musc. pronatores quadrati.

Lauf. Nr.	Journal-Nummer	Längste Muskelfaser in Supination	Gewicht des Muskels	Gewicht reducirt auf 30 mm Länge des Muskels	Verkürzungsgrösse	Bewegungsgrösse
		mm	gr	gr	%	°
1	78 dext.	25	11,3	13,5	56	118
2	78 sin.	28	10,5	11,3	60	141
3	79 sin.	28	12,1	13,0	49	90
4	88 sin.	29	7,3	7,5	59	115
5	83 sin.	30	4,0	4,0	65	179
6	88 dext.	30	7,8	7,8	65	126
7	84 sin.	30	12,6	12,0	57	120
8	83 dext.	31	4,0	3,9	64	163
9	70 dext.	31	4,0	3,9	61	143
10	80 dext.	31	12,0	11,6	52,5	112
11	100 sin.	31	14,0	13,5	54	89
12	110 sin.	32	7,0	6,6	55	146
13	77 dext.	33	5,8	5,3	63	162
14	74 dext.	33	8,4	7,6	33	87
15	75 sin.	33,5	6,8	6,1	64	—
16	90 sin.	34	7,0	6,2	61	134
17	76 dext.	34	12,1	10,7	54	104
18	84 dext.	34	13,0	11,5	52,5	130
19	73 dext.	35	8,8	7,5	57	151
20	112 dext.	35	13,5	11,6	55	108
21	100 dext.	35	15,0	12,8	52	133
22	111 sin.	35,5	8,0	7,0	60	178
23	85 dext.	36	14,5	12,1	61	145
24	85 sin.	36	15,0	12,5	65	145
25	70 sin.	36,5	3,6	3,0	61,5	180
26	69 dext.	41	14,8	10,8	51	150

Digitized by Google

[403] Das Verhalten der „Dicke" bei Aenderung der „Länge" ist an den in Tabelle IV zusammengestellten Musc. pronatores quadrati deutlich zu erkennen. Statt des Querschnittes, welcher bei diesem Muskel in Folge der vielfachen, etwa 15 fachen Fiederung erster und zweiter Ordnung nicht genau zu bestimmen ist, wurden die Muskeln gewogen. Damit wird die Uebersicht etwas complicirter, denn wenn ein Muskel bei gleicher Dicke kürzer wird, so muss sich auch sein Gewicht der Verkürzung entsprechend vermindern. Dieser Factor kann aber dadurch wieder annähernd eliminirt werden, dass die wirklichen Gewichte des nach ihrer absoluten Länge angeordneten Muskeln auf gleiche Längen reducirt, angegeben werden, wie in Columne V geschehen ist.

Wir sehen die Länge unserer Muskeln von 25—41 mm also von 1—1,64 und die zugehörigen, auf gleiche Längen reducirten Gewichte, von 13,5 auf 10,8 schwanken, aber so, dass der kürzeste Muskel sogar beträchtlich dicker ist als der längste. Zwischen diesen Längen von 1:1,64 *variiren* die reducirten Gewichte, also auch *die Dicken* wie 3,0:13,5, die Durch- [404] messer somit wie 1:2,1 und zwar *in* vollkommen unregelmässiger, *von den Variationen der Länge durchaus unabhängiger Weise.* Dasselbe geht auch schon aus den Tabellen II und III hervor, nur dass hier die Variationen der Länge etwas geringer sind, ebenso wie auch Tabelle IV selbstverständlich in ersterem Sinne, für die Unveränderlichkeit der Länge, bei Aenderungen der Dicke verwerthet werden kann.

Alle drei Tabellen, sowie die früher gefundene normale Dicke der langen Rückenmuskeln des Kyphotischen bei einer Verkürzung bis auf $^1/_3$ der normalen Länge erweisen übereinstimmend, dass die *Veränderungen der „Dicke" und der „Länge" der Muskeln*, welche durch die Alteration der Function bedingt werden, *unabhängig von einander stattfinden können.* Es ergiebt sich somit das Gesetz der *„dimensionalen Activitätshypertrophie"* und *der „dimensionalen Inactivitätsatrophie."* Die Activitätshypertrophie und die Inactivitätsatrophie der Muskeln beschränken sich auf diejenigen Dimensionen des Organes, welche in vermehrtem oder vermindertem Maasse in Anspruch genommen werden [s. S. 166 u. 173.]

Digitized by Google

Diese Bestimmung hindert nicht, dass ein Muskel gleichzeitig in die Dicke und in die Länge wächst; nur müssen dazu Combinationen beider Wachsthumsursachen eintreten, was in der Jugend normal der Fall ist und auch nach dem Erwachsensein nicht selten vorkommt.

[Ob dagegen ein Muskel gleichzeitig durch entsprechende Thätigkeitsbeschränkungen schwächer und kürzer werden kann, muss wohl noch gesondert geprüft werden, zumal mit Rücksicht auf die oben (S. 629 Anm.) erwähnte Sehnenschrumpfung, also passive Muskelverlängerung bei Inactivität der Muskeln. Dass ein Muskel durch Excursionsbeschränkung kürzer und gleichzeitig (oder hinterher?) dicker werden kann, haben wir an dem Kyphotischen (S. 616 u. f.) gesehen].

Die Erscheinungen dieses Gesetzes der dimensionalen Beschränkung der Activitätshypertrophie und Inactivitätsatrophie sind es, für welche im Folgenden ein Erklärungsversuch gemacht werden soll.

Erklärungen für die Verdickung der Muskeln durch kräftigere Function sind schon wiederholt mehr oder weniger bestimmt ausgesprochen worden. Ihre Leistungsfähigkeit wird am besten daran geprüft, ob sie im Stande sind, die dimensionale Beschränkung der Veränderungen zu erklären. An dieser Aufgabe scheitert für sich betrachtet schon vollkommen die trotz der Einsprüche Johannes Müller's und Virchow's am allgemeinsten verbreitete Ableitung, diejenige aus der sogenannten functionellen Hyperämie, d. h. aus der Vermehrung des Blutzuflusses, welche die Function zu begleiten und eine Zeit lang zu überdauern pflegt [s. S. 305 u. f.].

Die ewig wiederkehrende Verwechslung der, hier übrigens nicht ein Mal absoluten, Conditio sine qua non mit der Causa efficiens ist die Veranlassung der Verbreitung dieser am Erwachsenen durch keine einzige Thatsache bezeugten Erklärung. Prüfen [405] wir diese angebliche Ursache an unserer Aufgabe, so leuchtet auf die erste Ueberlegung ein, dass die functionelle Hyperämie resp. der Mangel derselben nicht im Stande sind, bald die Länge bald blos die Dicke zu vergrössern resp. zu verkleinern. Sie können nur günstige Vorbedingungen zu diesem durch andere Ursachen bedingten und locali-

Digitized by Google

sirten Erfolge abgeben. Das Gleiche gilt von der Dehnung des Sarcolemma[1]) während der Function. Diese mag den Stoffwechsel der Muskelfaser erleichtern, die dimensionale Anlagerung oder Aufzehrung von fungirenden Elementartheilen kann sie nicht bestimmen. Auch der jetzt wieder so geschätzte, von der Function unabhängige, trophische Einfluss des Centralnervensystemes ist durch keine bekannte Einrichtung derart localisirbar, dass er die dimensionale Hypertrophie und Atrophie zu erklären vermöchte; wenn schon vielleicht einem solchen Einfluss eine nicht unbeträchtliche, den Stoffumsatz anregende und dadurch erhaltende, oder die Heizung des ganzen Organismus regulirende Wirkung zukommen mag. Eine zweckmässig gestaltende Wirkung dagegen kann ihm bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in keiner Weise zuerkannt werden. [Siehe auch S. 285 ,Loeb.]

Nach Ausschluss dieser Möglichkeiten, welche ich an den angezogenen Stellen bereits allgemeiner und ausführlicher widerlegt habe, gelangen wir auf denjenigen Weg, welcher allein zu einer Lösung der Frage führen kann. Dieser Weg ist vor längerer Zeit schon von bedeutenden Männern eingeschlagen worden. Joh. Müller[2]) und nach ihm Henle[3]) haben die qualitative Anpassung auf die Wirkung der functionellen Reize zurückgeführt und Letzterer speciell auf die Summation derselben. Virchow[4]) hat danach auch die quantitative Anpassung von demselben Principe in Abhängigkeit gebracht, indem er dem functionellen Reize eine trophische Wirkung zuerkannte, und Cohnheim[5]) hat sich ihm [**406**] angeschlossen. Die Gründe, welche gegenwärtig für die Richtigkeit dieser Annahme angeführt werden können, sind gleichfalls von mir l. c. zusammengestellt und ausführlich discutirt worden, weshalb hier von einer Reproduction derselben Abstand genommen werden soll.

Auch A. Fick[6]), welcher sich am eingehendsten mit unserem

1) L. Hermann, Handbuch der Physiologie Bd. I, Theil 1, S. 136.

2) Joh. Müller, Handbuch der Physiologie 1837, Bd. II, S. 99 u. 102.

3) Henle, Handbuch der rationellen Pathologie 1846. Bd. I, S. 119.

4) R. Virchow, Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, 1854, Bd. I, S. 336.

5) Cohnheim, Vorlesungen über allgemeine Pathologie 1877, I. Auflage Bd. I, S. 585–592.

6) Ueber die Längenverhältnisse der Sceletmuskelfasern. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre 1860. Bd. VII, S. 251—264.

Digitized by Google

Probleme befasst hat, ist der Meinung, „dass die Ernährung der Muskelfaser durch ihre Function mit bedingt ist“ und führt im Anschluss daran aus: „Man wird ferner noch sagen können, dass nicht nur der Wechsel des erregten und ruhenden Zustandes zur normalen Ernährung nothwendig ist, sondern dass auch eine wirkliche Veränderung der Länge in Folge dieses Wechsels stattfinden muss. Ich möchte nun die allgemein anerkannten Wahrheiten vermuthungsweise näher so bestimmen: Die Masse, die ein Muskel in einem gegebenen Augenblicke hat, ist abhängig von der Arbeit, welche er bis zu diesem Augenblicke geleistet hat, dergestalt, dass die Masse mit wachsender Arbeit wächst (jedoch keineswegs etwa proportional) und zwar entsprechend den beiden Factoren der Arbeit: Kraft und Weg, die beiden Factoren der Massenzunahme: Dickenwachsthum und Längenwachsthum“.

Wenn aber in der That nach A. Fick die Masse, welche ein Muskel in einem gegebenen Augenblicke hat, abhängig wäre von der Arbeit, welche er bis zu diesem Augenblicke geleistet hat, dergestalt, dass die Masse mit wachsender Arbeit wächst, so müsste jeder Muskel während des ganzen Lebens mit der Vermehrung der geleisteten Gesammtarbeit stetig, wenn auch nicht proportional an Masse zunehmen; es könnte daher keinen „morphologischen Ruhezustand“ des Organes, kein „Gleichgewicht zwischen Organ und Function“ geben, was der Erfahrung bekanntlich widerspricht. Ausserdem könnte nie Inactivitätsatrophie vorkommen, da durch Mangel weiterer Arbeitsleistung die früher geleistete Arbeit nicht aufgehoben wird. Diese nothwendigen Folgerungen seiner oben citirten Annahme liegen nun nicht im Sinne Fick's, sondern er stellt sich sofort selber im Gegensatz zu denselben, indem er eine für Weber's Gesetz zu kurze Muskelfaser „bei der alsdann verhältnissmässig ausgiebigen Dehnung und Verkürzung überkräftig ernährt“ werden lässt, und dies zwar blos so lange, bis sie auf Kosten ihrer Sehne die dem Weber'schen Gesetze entsprechende [**407**] Länge erhalten hat. In gleicher Weise vermuthet er von zu langen Muskelfasern, dass ihre Ernährung schwächer werden würde; da sie bei jeder Zusammenziehung nicht auf die Hälfte ihrer grössten Länge kommen würden; sie würden von den Enden her veröden

Digitized by Google

bis zu der dem Weber'schen Gesetze entsprechenden Länge, womit dann wiederum Gleichgewicht zwischen Zusammenziehung und Ernährung hergestellt wäre.

Ursachen, durch welche die Ernährung bald auf die Dicke, bald auf die Länge localisirt werden kann, giebt Fick nicht an; und da auch kein Beweismaterial für die Thatsächlichkeit solcher Localisation von ihm erbracht wird, so liegt das Verdienst seiner Arbeit vorzugsweise in der scharfen theoretischen Trennung der functionellen Bedeutung des Dicken- und Längenwachsthums und in der Thatsache eines von ihm gemachten ersten Erklärungsversuches der Regulation dieser Muskelgestaltungen.

a) Erklärung der „dimensionalen" functionellen Anpassung der „einzelnen Muskelfaser".

Es soll nun der zweite Schritt zu einer solchen Erklärung gethan werden, nachdem wir vorstehend die Thatsachen im Wesentlichen sicher gestellt haben. Diese Erklärung wird freilich auch gegenwärtig noch sehr erschwert durch den Mangel an einer genügenden Ausbildung der Physiologie des Muskelwachsthums.

Als von den Vorgängern überkommen und durch deren Beweise genügend gestützt nehme ich die Ansicht an, dass die Ernährung der Muskeln von der Function abhängig ist. Ich verwende dies Moment in der speciellen Weise, dass von einer gewissen, vielleicht kurze Zeit nach dem Beginne der Functionirung jedes Muskels eintretenden Periode der embryonalen oder postembryonalen Entwickelung an, von der Periode des *„functionellen Lebens"* an (s. S. 348) mehr und mehr der „functionelle Reiz" und die „Vollziehung der Function" zur „Fleischprismenbildung" *nothwendig* werden, ersterer zur Anregung der Bildung, letztere zur vollkommenen Ausbildung; und dass von dieser Zeit an auch zur blossen Erhaltung der schon gebildeten Fleischprismen ein, wenn auch in Intensität und Häufigkeit geringeres Maass von Function nicht entbehrt werden kann. Unter „Function" des Muskels ist dabei die volle Thätigkeit desselben, also die

Digitized by Google

Ueberwindung eines für jedes Fleischprisma bestimmten Widerstandes und eine gewisse, procentisch ausdrückbare Verkürzung der Länge desselben, nicht aber blosse Spannung ohne active Verkürzung verstanden.

Aus diesen Annahmen folgt alsdann, dass es Zustände „des Gleichgewichts zwischen der Grösse der Function und der Grösse des sie vollziehenden Substrates" geben kann; und wir haben aus unseren Voraussetzungen zwei verschiedene solche Zustände abzuleiten. [408] Ein *„Bildungsgleichgewicht"* in welchem bei constanter Functionsgrösse keine weitere Ausbildung von Fleischprismen stattfindet, und eine darunter gelegene Region des blossen *„Erhaltungsgleichgewichtes"*, innerhalb deren die mittlere Functionsgrösse verkleinert werden kann, ohne dass Schwund von Fleischprismen die Folge ist. Ich bemerke noch bezüglich der Voraussetzung, dass in der Periode des unselbstständigen, des „functionellen" Muskellebens die Vollziehung der Function zur Ausbildung von Fleichprismen nöthig ist, dass sie blos für normale, vor fremden Einwirkungen geschützte und insbesondere für unversehrte Muskeln gelten soll und daher zunächst nichts über die Fleischprismenbildung bei der Regeneration nach Verwundung präjudicirt, da nicht festgestellt ist, ob durch die Verwundung der Muskeln nicht vielleicht, wie bei der Regeneration der niederen Wirbelthiere, auch beim Menschen selbstständige, den embryonalen vergleichbare Bildungsmechanismen „ausgelöst" werden.

Ich nehme weiterhin an, dass nach dem Zuendegehen „des selbstständigen, d. h. von der Function unabhängigen, vererbten Bildungsvermögens" zur Auslösung der Fleischprismenbildung in der Zeiteinheit ein höheres Durchschnittsmaass von functionellem Reize, somit also auch ein höheres Maass von Erregung in der Muskelfaser nöthig ist, als zur blossen Auslösung der mittleren Functionsstärke. Diese Annahmen sind in Verbindung zu bringen mit den physiologischen Thatsachen, erstens dass der functionelle Reiz zur Verkürzung des unbelasteten Muskels anfangs annähernd proportional der Hubhöhe, bei weiteren Verkürzungen, vielleicht von

Digitized by Google

50 oder 60%[1]) an aber in viel höherem Maasse zur Hervorbringung gleichen Verkürzungszuwachses vergrössert werden muss, und zweitens dass eine ähnliche hohe Steigerung des Impulses nöthig ist, um Widerstände, welche ein gewisses mittleres physiologisches Verhältniss zum Muskelquerschnitt resp. zum Querschnitt eines Fleischprisma übersteigen, zu überwinden.

Aus diesen Annahmen und Thatsachen ergiebt sich nun zunächst, dass ein Muskel, welcher zu einer über dem physiologischen Mittel von Kraftgrösse pro Querschnittseinheit und von procentischer Verkürzungsgrösse verwendet wird, nicht blos zur Function, sondern auch zu weiterer Fleischprismenbildung angeregt wird. So geräth die Bildung der Muskelmasse, nicht wie bei Fick in Abhängigkeit von der „Summe" der Leistung, sondern [**409**] von der „Intensität" derselben; an die Stelle der „successiven" Leistung tritt die „gleichzeitige" Leistung. Damit sind die den Thatsachen widersprechenden Consequenzen der Annahmen dieses Autors vermieden und eine den wahren Verhältnissen des Muskelwachsthums entsprechende Grundlage ist gewonnen. Steigt die mittlere Gebrauchsintensität, so steigt jetzt auch die Muskelmasse solange, bis jedes Fleischprisma wieder blos zur mittleren Intensität beansprucht wird; sinkt die mittlere Gebrauchsintensität, so wird sich die vorhandene Muskelmasse zunächst nicht vermindern, da nach unserer den Thatsachen angepassten Annahme zur Erhaltung der Fleischprismen eine geringere Gebrauchsintensität nöthig ist als zur Bildung; erst wenn die mittlere Gebrauchsintensität unter dieses Verhältniss, unter die untere Grenze des Erhaltungsgleichgewichtes herabgesetzt ist, wird eine entsprechende Verminderung der Muskelmasse die Folge sein.

Damit hat die Regulation der „Muskelmasse" im Ganzen ihre Erklärung gefunden.

Es bleibt nun die schwierigere Ableitung der „dimensionalen Localisation" der morphologischen Anpassung der Muskeln

[1]) Diese Zahl für Muskeln von verschiedenen Verkürzungscoefficienten genau festzustellen und damit der Morphologie der Muskellänge eine feste physiologische Grundlage zu geben, würde eine sehr dankenswerthe Aufgabe für einen Physiologen sein.

Digitized by Google

bei Vergrösserung resp. Verkleinerung der zu bewältigenden Widerstände oder der mittleren Verkürzungsgrösse.

Stellen wir uns vor, es werde eine in Dicke und Länge vollkommen den mittleren Beanspruchungen angepasste Muskelfaser, in welcher also Gleichgewicht zwischen functioneller Beanspruchung und vollziehendem Substrat besteht, 1. wiederholt zur Hebung *grösserer Lasten* oder zur Production *grösserer Beschleunigung*, also zur Ueberwindung grösserer Widerstände verwandt, so sind dazu über mittelkräftige Impulse nöthig, und eine Neubildung von Fleischprismen also Vermehrung der Muskelmasse wird dabei angeregt. Da aber nach unserer Annahme diese Neubildung von Fleischprismen blos da erfolgen kann, wo letztere während ihrer Ausbildung schon fungiren können, und da die Bedeutung des Bildungs-Gleichgewichtes zwischen Function und Substrat darin besteht, dass die Function gerade die vorhandenen fungirenden Theile in ihrer Zahl und Anordnung, aber nicht mehr derselben, hat bilden können, so wird bei verstärkter Function eine Ausbildung neuer fungirender Theile nur an denjenigen Stellen stattfinden können, wo die Functionsgelegenheit eine grössere geworden ist; und das ist bei alleiniger Vergrösserung der zu bewältigenden Widerstände blos im Querschnitt. Daher kann blos dieser letztere durch An- oder Einfügung neuer Fleischprismen vergrössert werden, und letztere müssen sich zu Primitivfibrillen [**410**] zusammenordnen, da sie einzeln keine äusseren Widerstände zu überwinden Gelegenheit haben.

Dieselbe Aenderung der Beanspruchung wird auch eintreten, wenn ohne Verstärkung der „äusseren" Widerstände blos die „inneren" Contractionswiderstände in der Faser durch anhaltende oder oft nach einander wiederholte Ausübung der Function vermehrt werden, da alsdann durch Anhäufung der Umsetzungsproducte und durch ungenügende Regeneration die inneren Widerstände eine Vermehrung erfahren, zufolge deren stärkere Impulse zur weiteren Ausübung der Function nöthig werden. So erklärt sich auch ein gewisses *Stärkerwerden* der Muskeln bei geringen, aber *oft wiederholten* oder *langandauernden Kraft-*

Digitized by Google

productionen, welches in praxi zur Beobachtung kommt; selbstverständlich aber nur, wenn schädigende Ueberanstrengung vermieden wird. Gleichzeitig findet stets eine qualitative Anpassung statt, welche auf andere Weise sich ableitet (s. S. 240—247).

Würde dagegen die im Gleichgewichte von Function und Substrat sich befindende Faser 2. ceteris paribus zu *grösserer Hubhöhe* verwandt, so wird durch die stärkeren Impulse wiederum die Fleischprismenbildung ausgelöst; aber die Bildung selber wird jetzt, da im Querschnitt Gleichgewicht zwischen Function und Substrat besteht, nur in der Längsrichtung, in der Einfügung in oder in der Anfügung an die präexistirenden Primitivfibrillen möglich sein. Ist für die stärkere Verkürzung erst der Spielraum der Gelenke durch Dehnung von Bändern zu vergrössern, so steigen damit zugleich die äusseren Widerstände und dann wird auch eine gleichzeitige entsprechende Verdickung der Fasern nicht ausbleiben.

Aus den gleichen Ursachen wird 3. bei dauernder *Verminderung der Verkürzung* durch Verminderung der Functionsgelegenheit unter die untere Grenze des Erhaltungsgleichgewichts in der Länge, eine Verkürzung unter Ausfall von Fleischprismen in der Länge jeder Primitivfibrille erfolgen müssen, da nicht mehr alle Fleischprismen sich bis zu dem für die dauernde Erhaltung nöthigen Grade verkürzen können; und das Gleiche muss 4. bei Verminderung der Kraft der Contraction in der Dicke unter Zugrundegehen ganzer Primitivfibrillen stattfinden.

Aber es entsteht nun die Frage, welche Einzelnen von allen Fleischprismen in beiden letzteren Fällen Zugrundegehen sollen. Es scheint, dass alle Fleischprismen des Querschnittes resp. der Länge [**411**] durch die Verminderung der Function gleichmässig in ihrer Erhaltungsfähigkeit herabgesetzt werden und daher gleichzeitig dem Schwunde anheimfallen müssen. Ist dies in der That die richtige Auffassung oder sind localisirende also auslesende Momente vorhanden?

Bei der bisherigen Ableitung kam der Impuls, der functionelle Reiz, blos durch seine Intensität zur Geltung; das dimensional Localisirte und daher, zufolge unserer Hypothese, dass die Functionsvoll-

Digitized by Google

ziehung zur Fleischprismenbildung und -Erhaltung nöthig ist, auch die Ausbildung und den Schwund „dimensional" Localisirende war allein die Functionsgelegenheit.

Zur Auffindung der dabei noch fehlenden Localisation des Schwundes innerhalb jeder Dimension müssen wir den Vorgang der Inthätigkeitsetzung der Muskelfaser uns genauer vorstellen.

Es ist zunächst bemerkbar, dass auch der functionelle Reiz in gewisser Weise localisirt ist, denn er wird jeder Muskelfaser nur von einer oder wenigen Stellen aus zugeführt und muss sich von diesen Stellen aus in der Länge der Faser verbreiten. Da ferner die Zuführungsstelle an der Peripherie des Querschnittes der Faser gelegen ist und zudem blos einen Theil derselben einnimmt, so muss sich der Impuls von dieser Stelle aus auch successive im Muskelquerschnitt verbreiten. Diese „Succession" in der Ausbreitung des Impulses ist für die Activitätshypertrophie ohne wesentliche Bedeutung; dagegen bestimmt sie nothwendigerweise den Sitz der Inactivitätsatrophie, und es kommt dabei nicht in Betracht, ob der Impuls selber sich in der ganzen Faser verbreitet und allenthalben die Auslösung der Thätigkeit bewirkt, oder ob der Impuls nur am ersten Orte auslösend wirkt und die Auslösung sich dann fortpflanzt wie in einer angezündeten Pulvermine; da für unseren Zweck blos die „Localisation", nicht die „Natur" des Vorganges von Bedeutung ist.

Wir haben keine Kenntniss davon, in welcher Weise sich die Erregung in der Dicke, also im Querschnitt des Muskels verbreitet; aber den morphologischen Verhältnissen nach ist eine, wenn auch minimale Ungleichzeitigkeit der Ausbreitung wahrscheinlich, denn nur unter dem Vorhandensein der künstlichsten Apparate ist eine vollkommen gleichzeitige Erregung der dem Nervenendhügel nächsten und fernsten Theile der anstossenden Querscheiben denkbar. Wenn nun unsere Voraussetzung, dass solche bezüglichen Einrichtungen, welche die Ausbreitung in der Nähe der Nervenplatte verhindern und in der Ferne begünstigen müssten, nicht vorhanden sind, richtig ist, [412] dann werden auch die Fleischprismen desselben Querschnittes nacheinander in Thätigkeit treten müssen. Sind die von dem Muskel

Digitized by Google

zu überwindenden Widerstände gering, so wird in Folge dessen denjenigen Fleischprismen des Querschnittes, welche zuletzt erregt werden, die Function von den anderen vorweggenommen werden. Denn wenn auch diese Succession der Erregung nur ein Tausendstel der functionellen Zeit der Umsetzung der Erregung eines Fleischprismas in Verkürzung betrifft, so werden doch die constant in dieser Beziehung benachtheiligten Fleischprismen, vielleicht auch die ganzen zugehörigen Primitivfibrillen bei dauernder Verringerung der Function des Muskels zuerst schwinden müssen, da sie immer erst in Thätigkeit zu treten beginnen, wenn die geringe Function bereits von den günstiger situirten und daher früher erregten Fleischprismem vollzogen ist, so dass ihnen kein Widerstand zu überwinden bleibt.

Noch evidenter ist derselbe Vorgang bei der Ausbreitung der Erregung in der „Länge" der Faser. Mag man im Zweifel sein, ob diese Ausbreitung im Leben wirklich ebenso wie im Absterben, d. h. wellenförmig oder aber continuirlich von den Nerveneintrittsstellen aus erfolgt; die Thatsache der Succession ist durch directe Beobachtung festgestellt. Es ist daher bei zu langer Faser unausbleiblich, dass die von den Nerveneintrittsstellen entferntesten Querscheiben die Erregung zur Verkürzung erst empfangen, wenn die gestattete Excursionsgrösse bereits erschöpft ist. Da nun nach unserer Annahme nicht blos Spannung, sondern active Verkürzung zur dauernden Erhaltung der Fleischprismen nöthig ist, so erklärt sich, dass die elementare Faser allmählich von den Enden her, oder bei mehreren Nervenzutrittsstellen zu derselben Faser, ausser von den Enden her noch von den Mitten der Zwischenräume zwischen je zwei Nerveneintrittsstellen aus atrophiren muss, während die Dicke der Faser unverändert bleibt. [Diese Ableitung ist insofern nicht ganz stichhaltig, als sie voraussetzt, dass die Ausbreitung des Impulses in der Faser langsamer geschehe als die Contractionsdauer der Fleischprismen anhält, was wohl, wenn überhaupt nur äusserst selten, bei ganz kurzdauernden Contractionen der Fall sein kann. Diese specielle Annahme ist aber für unseren Zweck des Nachweises der Benachtheiligung der entfernter von dem Nervenendhügel liegenden Theile gar nicht unbedingt nöthig; denn eine wenn auch minimale aber constante Benachtheiligung

Digitized by Google

kommt den entfernteren Theilen in Folge dieser Entfernung auf alle Fälle zu; und diese Benachtheiligung kann natürlich, wenn sie dauernd wird, ceteris paribus zu einer Elimination der von ihr betroffenen Theile führen.]

Es wird durch diese Ableitung der Localisation der Atrophie zugleich noch deutlicher bezüglich der Hypertrophie, dass an Stellen, wo bei einer Verminderung der Functionsgrösse Atrophie erfolgen müsste, ohne eine Vermehrung der Functionsgrösse auch keine Hypertrophie, keine Anlagerung stattfinden kann.

Die „successive" Verbreitung der Erregung in der Faser ist indessen nicht der einzige Factor, welcher innerhalb jeder Dimension bestimmen kann, welche Theile bei geringerer Function dieser Dimension zu Grunde gehen müssen; sondern jede andere „Ungleichheit" der Theile, welche die Lebensfähigkeit derselben betrifft, kann ebenso „auslesend" wirken.

Nie giebt es zwei absolut gleiche Ge- [**413**] bilde. Sind also Fleischprismen vorhanden, welche eine Schwächung der Erregung und der Thätigkeit weniger vertragen können als andere, und das werden die am meisten an die Function angepassten, also wohl functionstüchtigsten sein, so müssen diese zuerst leiden und beim Anhalten der Verringerung der Function zuerst schwinden; womit dann unter gleichzeitiger Verschlechterung der Qualität eine Anpassung an die Verringerung der Functionsgrösse hergestellt ist. [Ebenso können die ältesten Fleischprismen eliminirt werden.]

Befinden sich andererseits die Theile der Faser in ungleichen äusseren Umständen, wird z. B. die Faser am einen Ende mehr gedrückt als am anderen, so werden bei gleicher Verringerung der Function an beiden Enden die Theile am mehr gedrückten Ende zuerst schwinden und die Atrophie von diesem Ende ausgehen: und in dem Maasse des rascheren Fortschreitens der Atrophie auf dieser Seite wird die Veranlassung zur Atrophie des andern Endes vermindert, resp. aufgehoben werden, so dass entgegen der ursprünglich durch die Verbreitung der Erregung gegebenen Disposition zur gleich-

Digitized by Google

mässigen Verkürzung beider Enden in Folge des Hinzutretens des neuen Factors eine Ungleichheit resultirt.

Die Ausbreitung des Impulses oder der Erregung in der Faser haben wir bis jetzt blos als ein „auslesendes Moment" kennen gelernt, als ein Moment, das unter vielen gleichartigen Theilen der Länge oder des Querschnittes diejenigen bestimmt, welche bei der Aenderung in der Beanspruchung einer Dimension zu Grunde gehen müssen. Das die Dimension der Atrophie bestimmende Moment blieb dabei immer die Functionsgelegenheit selber.

Es erscheint nun aber nicht unmöglich, jedenfalls einiger Prüfung werth zu sein, dass auch die Erregung schon innerhalb der einzelnen Faser dimensional localisirt werden kann [?], dass sie z. B. bei der Ausführung einer beabsichtigten raschen Bewegung von grosser Excursion sich mehr in die Länge ausbreitet, unter vielleicht unvollständiger Betheiligung des Querschnittes, und dass umgekehrt bei der Hebung grosser Lasten die Fortpflanzung der Erregung mehr in der Breite stattfindet. Es scheint für zweckentsprechende Function wünschenswerth, dass die Erregung sich je nach den zu vollziehenden Leistungen auf die angedeutete Weise anders vertheile, und das Zweckmässigste muss es sein, wenn diese Vertheilung oder Fortpflanzung der Erregung in dem Aggregat von vielen Millionen Fleischprismen einer Muskelfaser sich durch die Function selber während der Vollziehung derselben regulire, so dass das Nervensystem blos die Intensität und Dauer der Innervation bestimmt. [414] Mit dieser Localisation der Erregung wäre dann ein weiteres Moment gewonnen, mit dessen Hülfe die Vollziehung der Function auf die dimensionale Ausbildung der nöthigen Form wirken könnte, neben dem zuerst erwähnten, dass die Vollziehung der Function selber zur Ausbildung und Erhaltung der Fleischprismen nöthig ist. Durch das neue Moment würde auch schon die erste Anregung, nicht blos die Vollendung der Fleischprismenbildung dimensional localisirt werden können.

Noch wesentlicher kann vielleicht die Vertheilung des Impulses dadurch gestaltend wirken, dass bei Arbeit mit minimalen Impulsen, wie sie bei Ausübung gewohnter Functionen im Organismus wahrscheinlich die Regel ist, der Impuls sich bei der Auslösung

Digitized by Google

der Muskelaction auf dem Wege durch die Länge der Faser vollkommen verzehrt. Dies ist vielleicht der Fall, wenn schon E. Du Bois-Reymond [1]) keine Abnahme der Erregungswelle beim Ablauf durch die Muskelfaser hat finden können.

Ist schliesslich die Functionsverringerung mit einer plötzlichen und dauernden Verringerung der mittleren Dehnungsstellung des Muskels, z. B. in Folge dauernder Beugestellung eines Gelenkes aus irgend einer die vollkommene Streckung hemmenden, aber im Uebrigen Bewegung gestattenden Ursache verbunden, so wird er in toto entspannt. Es kommt danach für die Art des darauf folgenden Verkürzungsgangs darauf an, wie Muskel und Sehne auf die Entspannung reagiren. Sehen wir in dieser Arbeit von dem Verhalten der Sehne ab [s. S. 629 Anm.], so bleibt für den Muskel die Möglichkeit, sich entweder dauernd soweit zu contrahiren, bis er wieder gespannt ist oder schlaff zu bleiben. Im ersten Falle würde er durch Ueberanstrengung alterirt werden, und diejenigen Fleischprismen, welche ihrer zufälligen Natur nach am meisten dabei leiden, würden zuerst schwinden. Dieser Schwund würde so lange fortdauern, bis blos noch so viele Fleischprismen die Länge bilden, als den Zwischenraum zwischen beiden Sehnenenden unter der normalen Spannung auszufüllen vermögen. Die weitere noch nöthige, unter Verlängerung der Sehne verlaufende Verkürzung der Faser kann dann wie oben geschildert stattfinden.

Bliebe dagegen der Muskel schlaff, so würden alle Theile der Function beraubt, und wiederum würde so lange ein Schwund in Länge und Dicke stattfinden, bis durch Zugrundegehen derjenigen Fleischprismen, welche dies am wenigsten vertragen können, also wohl der besten functionskräftigsten, die Faser die nöthige Kürze erlangt erlangt hat, um wieder gespannt zu sein.

In beiden Fällen findet eine Auslese [**415**] statt, welche nicht blos zur nöthigen Verkürzung, sondern auch zur Züchtung einer der verminderten Functionsweise entsprechenden geringeren Qualität führt.

---

[1]) E. Du Bois-Reymond. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. S. 351.

Digitized by Google

[Die vorstehend erwähnten verschiedenen Arten der Elimination weniger dauerfähiger Fleischprismen aus der Faser müssen zur Unterbrechung der Continuität der betroffenen Primitivfibrillen führen. Wir wissen zwar nicht wie und wodurch sich der Zug der Primitivfibrillen auf die der Muskelfaser angeschlossene Sehne überhaupt fortpflanzt; aber immerhin nehmen wir wenigstens an, dass jede Primitivfibrille von einem Ende der Muskelfaser bis zum anderen continuirlich verlaufen muss, um äussere Widerstande überwinden zu können, und dass daher in dem Mechanismus der Muskelfaser-Bildung und -Regeneration, dafür gesorgt ist, dass diese Continuität wieder hergestellt werde. Von diesen Mechanismen der Bildung, und der Einfügung der neu gebildeten Fleischprismen haben wir keine Kenntniss. Der Ersatz der eliminirten Theile könnte nun statt durch Zusammenschluss der übrigen, wie wir für unsere Zwecke annehmen müssen, auch durch Einfügung neugebildeter Fleischprismen geschehen; dann würde dieser Aussonderung keine gestaltende Wirkung zukommen können.

Es ist klar, dass wir nicht alle Schwierigkeiten, die einer Ableitung der dimensionalen Inactivitätsatrophie entgegenstehen, überwunden haben. Immerhin haben wir wenigstens die bei unseren jetzigen minimalen thatsächlichen Kenntnissen vorliegende Möglichkeiten erörtert und abgewogen, und so wohl etwas zur Förderung der vorliegenden Aufgabe beigetragen.]

Die Untersuchung der Oberschenkelmuskeln eines Amputationsstumpfes, sowie eines Falles von alter Anchylose des Kniegelenkes in rechtwinkeliger Stellung des Unterschenkels zum Oberschenkel haben mir gezeigt, dass, anscheinend entgegen unserer Annahme, Muskeln, welche gar nicht mehr fungiren, sich trotzdem Jahre lang erhalten können. Die eingelenkigen Kniegelenksmuskeln: Mm. femoralis, vastus internus und externus und das Caput breve bicipitis fem. waren noch deutlich in ihrer ganzen Gestalt, im Faserverlauf der Muskeln und in der Abgrenzung gegen die Sehnen erkennbare Gebilde, deren Muskelfaserlänge daher ganz genau messbar war. Dies möchte in der That unserer obigen Annahme widersprechen, dass die functionelle Erregung sowohl wie die Vollziehung der Function

Digitized by Google

zur Erhaltung nöthig sei; indess mit Unrecht. Denn unsere Hypothese lautet, dass die Erregung etc. zur Erhaltung der „Fleischprimen" nöthig sei. Untersucht man indess diese Muskeln, so findet man die Fasern stark verschmälert und durch reichliches interstitielles Bindegewebe getrennt. Die Sarcolemmaschläuche aber sind nicht mit Fleischprismen, sondern mit ganz ungeordneten oder zu Längsreihen geordneten körnigen Zerfallsproducten gefüllt. Von Querstreifungen aber sind nur an seltenen Stellen halb verwischte Reste erhalten geblieben; und es ist nicht unmöglich, dass diese geringen Theile contractiler Substanz, wenn durch äussere Einwirkungen Verschiebungen, geringe Dehnungen stattgefunden hatten, in die Möglichkeit, neuerdings sich zu verkürzen, versetzt worden waren, und dass solche activen Verkürzungen durch irradiirende Impulse wirklich veranlasst worden sind.

Der Grund aber, dass der Detritus, welcher die Sarcolemmaschläuche erfüllt, nicht geschwunden ist, sondern Jahre lang sich zu erhalten fähig war, liegt sowohl darin, dass ihm durch keine Nachbarschaft der Raum streitig gemacht wurde. In dem Oberschenkel, dessen Muskeln von der breiten Ursprungsbasis, welche das Becken abgiebt, unter Convergenz gegen das Knie verlaufen, ist durch die entfernte Lagerung der Ursprungspuncte von einander und durch die Fixation der Muskeln an der Spitze des Knochenstumpfes ein Cubikraum der Pyramide gebildet, welcher bei älteren Individuen durch Schrumpfen der Haut nicht allzuviel unter die geraden Verbindungslinien von der Basis nach der Spitze verkleinert werden kann. So ist den in der Mitte gelegenen eingelenkigen Muskeln des Kniegelenkes schon in der Anlage ein Minimalraum gegen das [**416**] Andringen der übrigen Muskeln gesichert; und in diesem kann eine dem Dienste des Ganzen entzogene Substanz, welche die Stoffwechselkraft, d. h. das Assimilationsvermögen zu einer vita minima besitzt, ungestört ihr parasitäres Dasein führen. Dass die Substanz überhaupt noch sich in sich selber zu erhalten vermag, hängt wohl von der Verbindung mit dem Centralnervensystem ab, durch welche noch Reize zugeführt werden, seien es die gegenwärtig wieder in Aufnahme

Digitized by Google

kommenden besonderen trophischen Reize oder blos irradiirte Bewegungsimpulse. Man könnte vermuthen, dass die übrig bleibende Substanz sich überhaupt nicht activ unter Assimilation und Dissimilation erhielte, sondern einfach liegen gebliebene todte Substanz ohne Stoffwechsel sei. Gegen dieses einfache Liegenbleiben todter Muskelsubstanz zwischen den lebenden übrigen Geweben spricht der rasche Schwund des nach Nervendurchschneidung entstehenden Muskeldetritus, ein Schwund, welcher nach den Angaben der Untersucher innerhalb weniger Monate an Stelle des Muskels nur noch einen bindegewebigen Strang übrig lässt. Die Substanz, welche sich in unseren Fällen erhalten hat, ist aber offenbar keine Muskelsubstanz, sondern es sind Insubstantiirungen anderer Assimilations- und Dissimilationsprocesse [?].

Es wird meiner Meinung nach ein wichtiger Weg für das Fortschreiten unserer Erkenntniss sein, dem Wesen solcher, nach Aufhebung der Function der Organe, selbstständig erhaltungsfähig gewordener oder gebliebener „*Partialprocesse des normalen Lebens*“ nachzuspüren. Denn offenbar müssen sie, verändert oder unverändert, schon als Theile, als Glieder der reichen Processfolge, welche den normalen Lebensprocess des Muskels darstellt, vorhanden gewesen sein. Von dieser complicirten Processfolge können offenbar blos diejenigen der Assimilation fähigen Processe übrig bleiben, welche auch ohne die specifische Function und ohne die übrigen Glieder des Muskelprocesses sich fortzusetzen vermögen; und dazu scheinen sie auch blos dann fähig zu sein, wenn keine kräftige Concurrenz um Nahrung und Raum zu bestehen ist. Sind sie dieser unterworfen, wie es bei den fast hypertrophischen langen Rückenmuskeln unseres Kyphotischen der Fall war, so unterliegen und schwinden sie, wie wir sahen, vollkommen. Hier dagegen sind sie nur der geringen Concurrenz mit dem Bindegewebe unterworfen, welcher sie mit den Jahren bekanntlich auch mehr und mehr zum Opfer fallen. Für die weissen Blutzellen, welche sonst so geneigt sind, allenthalben Absterbendes oder nicht durch Function Erhaltenes und Gekräftigtes aufzuzehren, scheinen sie entweder zu chemisch [**417**] reizlos oder noch zu lebenskräftig oder von

Digitized by Google

beidem etwas zu sein, so dass auch diese sie unversehrt gelassen haben und nicht wie in durch Druck anämisch gemachte Muskeln in sie eingedrungen sind und sie aufgezehrt haben. So konnten sie viele Jahre lang ihre *Auto-* oder *Allobiose*, wie man diese Vorgänge bezeichnen könnte, vollziehen.

Waren es vermuthlich irradiirte Impulse, welche die der Function beraubten und der Concurrenz fast ganz entzogenen Muskeln lange Zeit zu erhalten vermochten, so ist damit die Bedeutung dieser Impulse für uns noch nicht erschöpft. Es sind vermuthlich auch blos irradiirte Bewegungsimpulse, welche viele der Muskelvarietäten in Thätigkeit versetzen und so die Ausbildung und Erhaltung einer gleichartigen, der Bewegungsgrösse entsprechenden Länge der Muskelfasern auf die oben geschilderte Weise veranlassen. Denn blos diejenigen Muskelvarietäten, welche einer intendirten Bewegung förderlich sind, werden wir, gleich den normalen Muskeln, durch Probiren und Auslese dazu zu verwenden lernen; während diejenigen Varietäten, welche nicht solchen Zwecken zu dienen vermögen, wie z. B. der M. sternalis, wohl nicht willkürlich gebraucht werden. An genügend oft erfolgenden irradiirten Impulsen fehlt es nun wohl nie, da bei jeder kräftigen Bewegung sowohl, wie auch bei jedem Versuche einer neuen Bewegungsweise Innervationen nicht blos benachbarter, sondern auch ganz entfernter Muskelgruppen stattfinden. Die Folgen, welche für die Gestalt des variirten Muskels aus dem Umstande hervorgehen werden, dass sie blos von irradiirten also im Allgemeinen schwächeren Impulsen erregt werden, werden gleichfalls in der angekündigten Arbeit über die absolute Grösse der Verkürzungsofficienten hervortreten und daselbst erörtert werden. [Diese Muskeln sind relativ länger (s. S. 589 Anm.).]

b) Erklärung der dimensialen functionellen Anpassung des „ganzen Muskels".

Nachdem wir die Bedingungen erörtert haben, unter denen die Regulation der Länge und Dicke der einzelnen Muskelfasern stattfindet, sind noch einige Worte über das Verhalten ganzer Muskelfasergruppen, ganzer Muskeln zu sagen.

Digitized by Google

Im Allgemeinen wird das, was für die Theile gilt, auch für die daraus zusammengesetzten Ganzen bestimmend sein.

Wird ein blos in der „Dicke" aus mehreren Fasern zusammengesetzter, in der Länge aber nur von je einer Faser gebildeter Muskel stärker beansprucht, so kann er bis zu gewissem Maasse durch Verdickung, durch Hypertrophie seiner Fasern den höheren Ansprüchen genügen. Dieses Maass ist ein sehr beträchtliches, denn da die mittlere Faserdicke noch bedeutend unter der Hälfte der vorkommen- [**418**] den maximalen Faserdicke liegt, so könnte ein Muskel allein durch Erhebung seiner Fasern auf dieses Maximum der Faserdicke um das Vierfache verdickt werden. Indess steht einer Vermehrung der Fasern, also einer Hyperplasie derselben, auch kein Bedenken im Wege, denn die Vermehrung der Fasern muss als ein Vorgang von ebenso bestimmtem typischen Mechanismus aufgefasst werden, wie die Bildung neuer Fleischprismen. Beide Mechanismen müssen fortwährend schon zum Zwecke der Regeneration durch Selbstregulation ausgelöst werden. Wenn wir auch die Reize, welche diese Regulation vermitteln, nicht kennen, so ist es erstens wahrscheinlich, dass es die functionellen Reize selber sind, weil auf diese Weise die Selbstregulation am einfachsten und vollkommensten hergestellt würde. Ausserdem aber können wir auch ebenso gut, wie wir annahmen, dass ein functioneller Reiz gewisser Stärke die Fleischprismenbildung auszulösen vermöge, noch die weitere Annahme machen, dass ein noch stärkerer functioneller Reiz auch den Vermehrungsvorgang der Fasern selber anregen könne. Ebenso gut wie bei der physiologischen Regeneration jede neue Muskelfaser mit einem motorischen Nervenende Verbindung erlangen muss, würde das Gleiche auch bei der Activitätshyperplasie geschehen können; es handelt sich ja hier nicht um neue besondere Vorgänge, sondern blos um die bestimmte zeitliche und örtliche Auslösung der physiologischen Mechanismen. Zwar wäre es wünschenswerth, auch diese letzteren selber erklären zu können, doch sind diese Aufgaben mit den Mitteln unserer Zeit noch nicht erfolgreich angreifbar; vor der Hand müssen

Digitized by Google

wir uns begnügen, und zufrieden sein, wenn wir nur die „auslösenden Momente" richtig erkannt haben.

Wird ein zusammengesetzter Muskel dauernd schwächer beansprucht, so hängt der in ihm eintretende Anpassungsvorgang von der Vertheilung des Impulses innerhalb des Fasercomplexes, d. h. davon ab, ob alle Fasern gleichmässig schwächer beansprucht werden oder ob ein Theil des Muskels in normaler Stärke, der übrige aber gar nicht gebraucht wird. Letzterer Vorgang ist durch J. Gad's[1]) jüngste Untersuchungen in das Bereich des Wahrscheinlichen gerückt worden. Im ersteren Falle werden alle Fasern dünner werden, aber diejenigen am meisten, welche eine Herabsetzung der Function am wenigsten vertragen können, also wohl die functionstüchtigsten. Im anderen Falle atrophiren oder schwin- [**419**] den blos die nicht gebrauchten Fasern, sofern die Bevorzugung der gebrauchten Fasern eine constante, keine wechselnde ist.

Der zweite noch zu erörternde Fall ist der, dass der Muskel auch der „Länge" nach aus mehreren Fasern zusammengesetzt ist. Dies ist indess wohl nur bei wenigen Muskeln wahrscheinlich, denn wenn eine einzige Faser nach Froriep[2]) bis 16 cm lang sein kann, so ist es nicht wahrscheinlich, dass die kleineren Muskeln aus mehreren Fasern zusammengesetzt sind. Für die in der Länge einfaserigen Muskeln ist die Art der Längenregulation bereits durch das bei der Schilderung der Vorgänge in der einzelnen Faser erörtert worden. Für mehrfaserige Muskeln dagegen hängt der specielle Vorgang wiederum von der Art der Vertheilung des Impulses ab.

Schliesslich sei noch ein Einwand, der unserer Deduction mit einigem Anschein des Rechtes gemacht werden könnte, erwähnt und widerlegt. Die Beschränkung der Muskelanpassung auf die allein in ihrem Gebrauche alterirten Dimensionen ist von mir direct nur für die ganzen Muskelindividuen, nicht aber

---

1) J. Gad. Einige Beziehungen zwischen Muskel, Nerv und Centrum. Arch. für Physiologie 1880, S. 563.

2) Froriep. Ueber das Sarcolemma und die Muskelkerne. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Theil, 1878, S. 422.

Digitized by Google

für die einzelnen Muskelfasern erwiesen worden; trotzdem haben wir die dimensionale Activitätshypertrophie und Inactivitätsatrophie ohne Weiteres von dem Ganzen auf die dasselbe constituirenden Elementartheile übertragen. Dies bedarf besonderer Begründung, denn eine ausschliessliche Verdickung eines der Länge nach aus mehreren Fasern zusammengesetzten Muskels ohne jede Verlängerung kann ebensowohl, wie durch eine Verdickung seiner Fasern, auch unter gleichzeitigem Längenwachsthum derselben stattfinden, sofern nur im letzteren Falle ein der Verlängerung der Fasern vollkommen entsprechendes Uebereinanderschieben derselben sich vollzieht. Durch diesen letzteren Modus der Regulation würden aber die in der Länge mehrfaserigen Muskeln principiell von den in der Länge einfaserigen Muskeln, für welche unsere bisherigen Auseinandersetzungen gelten, getrennt und damit zugleich ein Unterschied der fundamentalsten Eigenschaften, sonst genetisch, morphologisch und functionell gleichartiger Elementartheile statuirt; denn dieser Unterschied würde keineswegs in der Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse der Fasern bei den mehrfaserigen Muskeln seine Begründung finden können. So müssten in der Länge ein- und mehrfaserige Muskeln aus Elementar-Gebilden ganz verschiedener Eigenschaften zusammengesetzt sein, und diese [**420**] Gegensätze müssten oft sogar innerhalb eines und desselben Muskels aufeinandertreffen, wenn, wie es z. B. beim M. brachialis internus der Fall ist, die Faserbündel an Länge so verschieden sind, dass sie an der einen Stelle blos aus einer, an der anderen Stelle aus mehreren hintereinanderliegenden Fasern gebildet werden. [Danach ist diese Vermuthung wohl als durchaus unwahrscheinlich zu verwerfen.]

C. Die züchtende Theilauslese im Organismus.

Bei den vorstehenden Ableitungen ist mehrfach ein Princip zweckmässig gestaltend und qualitativ anpassend zur Geltung gekommen, welches der Mehrzahl der Leser dieser Arbeit noch neu sein dürfte: das Princip der „Theilauslese“ im Organismus. Ich will deshalb den Umfang der Wirkung desselben noch mit einigen Worten skizziren, wo-

Digitized by Google

bei freilich bezüglich des Genaueren auf meine früheren ausführlichen Darstellungen verwiesen werden muss (s. S. 216—278 und 539—548). Nur Ein Punct, welcher mehr von allgemein physiologischem und pathologischem als von morphologischem Interesse ist, soll eine etwas eingehendere Erörterung erfahren, als ihm bisher zu Theil geworden ist.

Auslese von Theilen des Organismus zur Erhaltung unter Zugrundegehen anderer Theile desselben Individuums kann stattfinden entweder bei Variationen der Theile des Organismus selber oder bei Variationen der Lebensumstände des Individuums, oder bei Combination beider Momente.

1. Bei neuen Variationen der Zelltheile und der ganzen Zellen war die Theilauslese von besonders grosser Bedeutung während der Stammesentwickelung der Organismen, denn bei der Beschränkung von Nahrung und Raum im Organismus mussten Processqualitäten siegen, welche bei der Function am wenigsten Substanz verbrauchen, dabei die Umsetzungsproducte am leichtesten ausscheiden, das Verbrauchte am raschesten ersetzen, und bei welchen diese letztere Fähigkeit sich mit der Grösse des Verbrauches also auch des Bedarfes von selber steigert. Ferner mussten siegen Substanzen, welche am widerstandsfähigsten gegen den Druck der Nachbartheile sind, und welche durch die Function in ihrer Assimilationsfähigkeit erhöht werden. Die Nothwendigkeit des Sieges aller dieser Eigenschaften, sofern sie einmal in Spuren aufgetreten waren über andere abweichend beschaffene Processqualitäten, ist leicht vorstellbar und bereits wiederholt von mir dargelegt worden. Alle diese in dem Kampfe der Theile siegreichen Eigenschaften sind aber zugleich auch in dem Kampfe der ganzen Individuen von gleichem Vortheil; und ein Zuviel derselben, etwa zu grosse Assimilations- und Druckwiderstandskraft musste sich selber aus der Reihe der Lebenden eliminiren, da solche Substanz, wie heutzutage noch die bösartigen Tu- [**421**] moren, ihre Träger vernichtete und damit der Vererbung dieser Eigenschaften auf Nachkommen vorbeugte, sofern diese Qualitäten schon vor der Geschlechtsreife ihre nachtheiligen Eigenschaften zu entfalten vermochten. [Diese Beschränkung der züchtenden Wirkung der

Digitized by Google

Selbstausmerzung auf die Zeit vor und während der ersten Geschlechtsreife ist der Grund, dass das spätere Alter mit so vielen Tumoren und sonstigen Gebrechen behaftet ist. Wenn dieses höhere Alter für die Erhaltung der Species unbedingt nöthig wäre, würde es natürlich auch erhaltungsfähig gezüchtet worden sein.]

2. In der Periode der Constanz der Art, in welcher die qualitativen Variationen der Gewebebestandtheile normaler Weise, d. h. innerhalb der Grenzen, welche nicht zur Selbstelimination der Individuen führen können und also nicht in das Gebiet der Pathologie gehören, nur noch gering sind, wird die Theilauslese zu bedeutenderer, wiederum direct das Zweckmässige schaffender Wirksamkeit erst gelangen können, wenn die Lebensumstände sich ändern. In diesem Falle wird zwar nur selten ein directer „Kampf" der Theile gegen einander unter Aushungern durch Nahrungsvorwegnahme oder unter Erdrücken der schwächeren Processinsubstantiationen durch die stärkeren vorkommen; obgleich es wohl denkbar ist, dass bei verstärkter Thätigkeit eines Organes die functionsfähigsten Substanzen so hochgradig trophisch angeregt werden könnten, dass sie durch raschere Assimilation den anderen, weniger functionskräftigen Theilen die Nahrung und durch das raschere Wachsthum zugleich den Raum vorweg zu nehmen vermöchten oder dieselben wohl gar direct erdrücken.

Häufiger als so überkräftige Stärkungen werden durch Alterationen der äusseren Lebensumstände directe „Benachtheiligungen" von Theilen des Organismus eintreten, welche zur Elimination der benachtheiligten Qualitäten führen, so dass schliesslich die erhaltungsfähigen Theile allein übrig bleiben.

a) Hierbei sind nun zweierlei Möglichkeiten zu unterscheiden. Entweder die Benachtheiligung ist speciell „localisirt" oder sie erstreckt sich auf alle gleichartigen Theile eines Organes in gleicher Weise. Ist die Benachtheiligung auf bestimmte Theile eines Organes beschränkt, wie wir das z. B. bei geringerem Gebrauche der Länge der Muskeln an den Enden seiner Fasern zufolge des Umstandes, dass der Impuls sich von der Nerveneintrittsstelle aus verbreiten

Digitized by Google

muss, stattfinden sahen, so fallen einfach die Theile dieser Localisation aus.

Solche Localisation der Auslese findet bei Gebrauchsbeschränkung in allen denjenigen Organen statt, in welchen 1. entweder verschieden gelagerte Theile auch verschiedene Functionen haben, wie die Theile des Centralnervensystemes, der Knochen, Bänder und derjenigen Muskeln, welche verschieden verlaufende resp. inserirende Fasern haben, oder wo 2. je nach der Intensität oder Ausdehnung der Function mehr oder weniger Theile des Organes in Anpruch genommen werden, wie nach Gad innerhalb des ganzen Muskels oder wie [422] eben erwähnt in den Muskelfasern. Dadurch wird dann die jeder neuen Gebrauchsweise entsprechende Aenderung der Gestalt und Structur direct hervorgebracht[1]).

b) Von allgemeinerer, besonders auch von pathologischer Bedeutung ist schliesslich der Fall, wo die Alteration der äusseren Umstände des Organismus oder der Organe ihrer Natur nach geeignet ist, alle gleichfungirenden Organtheile in gleicher Weise zu alteriren, wo aber durch eine vorhandene Verschiedenheit dieser scheinbar gleichartigen Theile eine Verschiedenheit ihrer Reaction entsteht. Hierbei ist zunächst wiederum zu berücksichtigen, dass die Ungleichheit von aussen bedingt sein kann, wobei sie dann entsprechend localisirt ist. So kann die Verschiedenheit der Reaction der Theile eines Organes auf gleiche Einwirkung, z. B. auf Nahrungsmangel oder auf Zufuhr nachtheiliger Stoffe, bedingt sein durch die ungleiche Entfernung der Theile von den ernährenden Capillaren, durch bestimmt localisirten Druck von Nachbarorganen; und solche Momente können von grösserem oder geringem Einfluss auf das Verhalten der Theile unter Einwirkung des neuen Momentes werden (s. S. 235 Anm.).

Oder schliesslich die scheinbar vollkommen gleichartigen Theile sind doch in ihrer Zusammensetzung da und dort etwas verschieden

---

[1]) Ueber die Auszüchtung geeigneter Gestalt der Muskeln und geeigneter Ursprungs- und Ausgangsstellen siehe des Weiteren S. 354 und 376.

Digitized by Google

von einander. An dem Vorhandensein von Verschiedenheiten unter den Theilen des Protoplasmas Einer Zelle oder unter den Zellen desselben Gewebes ist nicht wohl zu zweifeln, denn das Vorkommen absolut gleicher Beschaffenheit mehrerer Gebilde ist principiell nicht annehmbar. Aber es handelt sich für uns darum, ob die Ungleichheit so stark und von der Art ist, dass sie von Ausschlag gebender Wirkung in dem Verhalten der Theile gegen die äussere Einwirkung ist, denn davon hängt die Möglichkeit einer züchtenden Auslese und vermittelst dieser die Möglichkeit einer Anpassung an die Einwirkung ab.

Der Vorgang solcher Auslese und dadurch bewirkten qualitativen Anpassung wird auf folgende Weise sich vollziehen. Werde z. B. ein Muskel, dessen Fleischprismen ungleichmässig zusammengesetzt sind, anhaltender als gewohnter Weise gebraucht, so müssen diejenigen Fleischprismen, welche die Function mit grösserem Stoffverbrauch vollziehen, oder welche die Umsetzungsproducte weniger rasch ausscheiden und den Verlust weniger rasch zu ersetzen vermögen, eher durch Ueberanstrengung zu Grunde gehen, als günstiger in diesen Beziehungen beschaffene. Die gleiche Auslese wird dann unter den durch Regeneration neugebildeten Fleischprismen stattfinden, so dass immer mehr und mehr nur einer „anhaltenden" Thätigkeit fähige Fleisch- [123] prismen in der Faser vorhanden sein werden. Giebt es weiterhin in anderen Geweben Zellen, in welchen der Ersatz der zu Grunde gegangenen functionellen Structurtheile von den übrig gebliebenen fungirenden Theilen selber ausgeht, so werden diese ihre günstige Eigenschaft direct auf die Nachkommen übertragen; und es findet so eine wirkliche innere Umzüchtung innerhalb der Zellen statt. Dasselbe wird bei genügender Ungleichheit auch unter den ganzen Zellen desselben Gewebes vor sich gehen können. Ist fernerhin die Vollziehung der anhaltenden Function ein Bedürfniss für die Selbsterhaltung der Fleischprismen geworden, so werden beim Aufhören derartiger Function diese Fleischprismen ihrerseits zu Grunde gehen, und weniger der Function bedürfende, also wohl auch schlechter fungirende Fleischprismen werden allmählich ihre Stelle einnehmen. Es wird damit wie vorher eine Anpassung an anhaltende oder intensive Function

Digitized by Google

unter Erhöhung der Muskelqualität, jetzt eine Anpassung an die geringere Function durch Ausbildung functionell geringerer Qualität vor sich gehen können.

Eben solche inneren Umzüchtungen werden bei jeder Aenderung der Lebensumstände stattfinden können, sei es bei chronischer Inanition, bei chronischer Intoxication und dergl. Immer werden diejenigen Theile, welche die Aenderung der äusseren Bedingungen nicht zu ertragen vermögen, eliminirt werden, und die widerstandsfähigen werden übrig bleiben und allmählich die anderen ersetzen, sofern nur genügende vererbbare Verschiedenheit der scheinbar gleichartigen, in gleicher Weise fungirenden Theile vorhanden ist.

Für das thatsächliche Vorhandensein dieser letzteren Bedingung sprechen nun mehrere Umstände. Zuerst die Möglichkeit der Gewöhnung an nicht überstarke schädliche Einwirkungen selber. Ausserdem aber sind wir sehr häufig in der Lage, das ungleiche Verhalten der scheinbar gleichartigen Theile gegen gemeinsame Einwirkungen direct zu beobachten.

Bei Muskelatrophie, beruhe dieselbe auf Inactivitätsatrophie oder auf Inanition, findet man nie alle Fasern gleich stark betroffen. Es finden sich selbst in hochgradig atrophischen Muskeln, in denen ein grosser Theil der Fasern vollkommen geschwunden ist, noch Fasern von fast normalem Querschnitt unter einer überwiegenden Zahl hochgradig verschmälerter Fasern. Auch ist innerhalb jeder Faser selber die Veränderung niemals eine derartige, dass die Verkleinerung der ganzen Faser blos die Resultante der gleichen Veränderung der einzelnen Fleischprismen wäre; vielmehr sind die vorhandenen Fleischprismen von normaler Grösse und der [**424**] Schwund der Faserdicke ist durch gänzlichen Ausfall an Fleischprismen bedingt. Welche Fleischprismen sind bei Inanition zuerst eliminirt worden, welche zurückgeblieben? Warum sind nicht alle gleichmässig verändert?

Im Falle die Veränderung noch im Fortschreiten begriffen ist, oder wenn unter den oben erwähnten günstigen äusseren Umständen ein Zustand der Allo- und Autobiose in den Muskelfasern

Digitized by Google

eingetreten ist, kann innerhalb jeder Faser die Ungleichmässigkeit der Affection unter dem Microscope direct wahrgenommen werden. Neben Stellen mit normal geordneten prismatischen Fleischprismen sehen wir Züge noch in Quer- oder Längsreihen geordneter, glänzender rundlicher Körnchen in den mittleren Abständen der Fleischprismen, und weiterhin finden sich in denselben Fasern Stellen, wo jede Ordnung aufgehoben ist, und glänzende grössere und matte kleinere Körnchen regellos durcheinander liegen. An Ungleichmässigkeit der Veränderungen fehlt es also hier und ebenso bei vielen anderen pathologischen Einwirkungen nicht.

Aber es bleibt zunächst fraglich, ob diese Ungleichheit der Affection wirklich von der von uns supponirten, auf die Nachkommen vererbbaren Ungleichheit der Zell- und der Gewebstheile herrührt, und ob sie daher die Folge einer Auslese ist, welche zur qualitativen Anpassung durch Ueberleben der Passendsten führt, oder ob sie nicht anderen Falles blos als Folge äusserer Nebenmomente, wie ungleiche Lage zu den Capillaren, zu den Nachbarorganen, ungleiches physiologisches Alter der Theile aufgefasst werden muss, wobei ihr dann entweder gar keine züchtende und Anpassung bewirkende, oder wie im Falle ungleichen physiologischen Alters, nur eine sehr geringe solche Bedeutung zukäme.

Am meisten spricht, wie schon erwähnt, zur Zeit für die Richtigkeit unserer Annahme die Thatsache der Anpassung an chronisch einwirkende Schädlichkeiten selber, eine Thatsache, welche auf diese Weise ihre vollkommene Erklärung finden würde. Eingehende Untersuchungen über die genauere Localisation der ungleichen Affection werden unserer Annahme noch eine directe Unterlage geben können. Am geeignetsten scheinen mir dazu die Vorgänge zu sein, welche nach Grawitz' Hypothese[1]) bei Infection des Organismus mit Microorganismen stattfinden, und unter Zugrundegehen aller unter diesen Umständen nicht lebensfähigen Theile zu einer Umzüchtung des Organismus führen, als deren Folge dann eine mehr oder weniger lange andauernde Immunität gegen diese und nächst verwandte Microorganismen resultirt.

[1]) Virchow's Arch. 1881, Bd. 84, S. 106.

Digitized by Google

Es kann vielleicht auch als ein Zeugniss für die Richtigkeit [425] der dargelegten Anschauungen aufgefasst werden, dass gleichzeitig unabhängig von einander zwei Untersucher auf scheinbar sehr auseinander liegenden Gebieten denselben Causalnexus zwischen den von jedem derselben untersuchten Erscheinungen aufgefunden haben. Es ist im Wesen kein Unterschied zwischen GRAWITZ' Theorie der Schutzimpfung, welche auf einem Kampfe eingedrungener niederer Organismen gegen die Theile des höheren Organismus beruht, und der von mir entwickelten Theorie von der Theilauslese im Organismus, als dass erstere nur einen Specialfall der letzteren darstellt. Durch denselben Vorgang, welcher durch das Ueberstehen einer Infection zur Immunität gegen eine Reïnfection führt, kann *das Individuum durch längeren Hunger (Inanition) zu einer mit dem Minimum an Nahrung arbeitenden Maschine,* einer sog. Sparmaschine *umgezüchtet* oder *durch chronische* Blei-, Arsenik-, Morphium-, Alcohol*vergiftung* innerhalb gewisser Grenzen *an diese Gifte angepasst werden.*

Es erschien mir werth, die Aufmerksamkeit der Physiologen und Pathologen auf die allgemeine Bedeutung dieser Betrachtungsweise zu lenken, denn sie verheisst uns, wie ich glaube, mannigfache neue Erkenntniss.

Zusammenfassung.

Die functionelle Anpassung ist die Anpassung der Organismen an Functionen durch Ausübung derselben. Dieses eigenartige Vermögen der Organe, durch die Function sich an die Function anzupassen, ist die Grundlage unserer Fähigkeit, neue Functionsweisen zu erlernen und durch Uebung Leichtigkeit und Sicherheit in der Ausführung derselben zu erwerben. Die Veränderungen der Grösse, Gestalt und Structur, welche durch dieses anscheinend teleologische Princip stattfinden, bilden das Gebiet der „Morphologie" der functionellen Anpassung.

In dem vorliegenden zweiten Beitrage zur Kentniss dieses Gebietes strebten wir danach, zu erkunden, ob die Muskeln des Menschen bei dauernder Aenderung des Gebrauches ihrer Länge ent-

Digitized by Google

sprechende morphologische Veränderung derselben erfahren; und es ergab sich in der That, dass ebenso wie bekannter Weise die „Dicke" der Muskeln auch die „Länge" derselben sich nach dem Maasse ihrer functionellen Beanspruchung „morphologisch" regulirt. Die Beweise für diese Selbstregulation der Muskellänge waren mehrfacher Art.

[**426**] Eine „Vermuthung" derselben wurde schon daraus abgeleitet, dass wir die Muskelfaserbündel beliebig auf den Verbindungslinien der Ursprungs- und Insertionspuncte verworfen fanden, ohne dass die Länge der Bündel dadurch irgend wie alterirt war, woraus zu schliessen ist, dass die Muskellänge wenigstens nicht durch eine vererbte, topisch bestimmte Wachsthumgrösse normirt sein kann (S. 582). Bei diesen Beobachtungen trat zugleich ein Gesetz der „Congruenz" resp. „stetigen" Aenderung der beiden Abgrenzungsflächen jedes Muskels hervor, durch welches das Weber'sche Gesetz von der Constanz der „functionellen Muskellänge", welches auf dem Wege directer Bestimmung der functionellen Länge nicht sehr genau feststellbar ist, wesentlich verschärft wurde (S. 583). Diese Regulation fand also entsprechend der Variation der Muskeln im Embryo wohl schon in früher Zeit, jedenfalls aber schon in der Jugendperiode statt und bezieht sich auf Ausbildung grösserer und geringerer Länge als normal.

Den ersten „Beweis" der Selbstregulation lieferte die Betrachtung der Muskelvarietäten. Es zeigte sich, dass selbst bei diesen regellosen Aberrationen von Muskelsubstanz auf ganz verschieden bewegliche Nachbargebilde die Muskellänge der Beweglichkeit der neuen Anheftungspuncte entsprechend regulirt ist, zufolge dessen sie auch die Länge des normalen Muskels bald übertrifft, bald hinter derselben zurückbleibt (S. 589).

Weiterhin wurde das Verhalten der Muskellänge bei Alterationen der Excursionsgrösse der Gelenke beobachtet. Die Untersuchung von 51 Musc. pronatores quadrati erwies deutlich die Thatsache der Muskelverkürzung bei Beschränkung der Supination, derart, dass im extremsten Falle, bei Verringerung der Supination und Pronation von 160° auf blos 12° der Muskel statt $^2/_3$ blos $^1/_6$ der

Digitized by Google

Breite des Vorderarmes einnimmt (S. 597). Durch eine hinzugefügte etwas weitläufige Untersuchung und Berechnung konnte aus diesen Beispielen zugleich noch in hohem Grade wahrscheinlich gemacht werden, dass die Muskelverkürzung nicht blos durch eine Art einfacher Schrumpfung, d. h. ohne Veränderung der Sehne, sondern auch unter Verlängerung der letzteren vor sich gehen könne (S. 603 u. f.). Diese den Muskel verkürzende Anpassung fand nach der Beurtheilung der Fälle zumeist bei Erwachsenen statt.

Diese Verlängerung der Sehne auf Kosten des verkürzten Muskels unter „sehniger Metamorphose" der „Enden" der Muskelfasern trat dann in einem Falle hochgradiger Kyphose an den langen Rückenmuskeln, welche sonst vollkommen normal und eher hypertrophisch als atrophisch waren, auf das Evidenteste hervor, da die neugebildete Sehne von der normalen schon durch ihr Aussehen deutlich unterschieden war und an Länge bis zwei Dritttheile des Muskels substituirte (S. 616).

Darauf suchten wir das „morphologische" Wesen der gefundenen Muskelverkürzung resp. Verlängerung zu ergründen, was bei einem Gebilde, [**427**] dessen Länge bei dem Acte der Function sich um 85 % verkleinern kann, nicht ohne Weiteres aus dem Resultate einer äusserlichen Messung zu erkennen ist. Nachdem indessen in der Berücksichtigung der „Zahl" und extremen Grösse der in der Faserrichtung hintereinander liegenden Fleischprismen ein rein „morphologischer", von den physiologischen Verkürzungszuständen unabhängiger Ausdruck der „Muskellänge" gefunden war, gelang es nachzuweisen, dass thatsächlich eine solche durch die kleinere oder grössere „Zahl" der die Länge zusammensetzenden Fleischprismen bedingte, also „morphologische" Verkleinerung resp. Vergrösserung der Muskeln, nicht blos ein Dauerndwerden functioneller Verkürzungszustände stattgefunden hatte (S. 623).

Schliesslich wurde das Verhalten der „Dicke" der Muskeln bei der Regulation der „Länge", sowie das Verhalten der Länge bei der Regulation der Dicke untersucht, und es trat deutlich

Digitized by Google

aus drei Messungsreihen hervor, dass jede dieser beiden Arten der Selbstregulation unabhängig von der anderen, jede für sich allein stattfinden kann. Daraus liess sich ein Gesetz „der dimensionalen Beschränkung" der Activitätshypertrophie und der Inactivitätsatrophie auf die allein in ihrer Functionsgrösse alterirten Dimensionen der Muskeln ableiten (S. 626 u. f.).

Nach Feststellung dieser Thatsachen der directen morphologischen Anpassung der Muskellänge und -Dicke an dauernde Aenderungen ihrer functionellen Beanspruchung versuchten wir eine Erklärung dieser Vorgänge. Indem wir uns zu diesem Zwecke auf dieselbe Hypothese der trophischen Wirkung der functionellen Reize resp. der Functionsvollziehung stützten, welche ich bereits in der Schrift „der Kampf der Theile im Organismus" in ihrer allgemeinen Bedeutung entwickelt und jüngst zur Erklärung der „functionellen Structur" der Delphinschwanzflosse verwendet habe, war es möglich, auch den Thatsachen der functionellen Anpassung der Muskeln, der dimensionalen Activitätshypertrophie und entsprechender Inactivitätsatrophie der Muskeln eine causale Ableitung zu geben (S. 632 u. f.).

Mit dieser weiteren Leistung unserer Hypothese erhalten wir somit einen neuen Beweis für ihre Richtigkeit, also dafür, dass sie die das Wesen treffende, die causale Verallgemeinerung der functionellen Anpassung ist.

Bei der Ableitung wurde mehrfach das Princip der „Theilauslese im Organismus" verwandt (S. 642 u. f.), weshalb dasselbe am Schlusse etwas weiter ausgeführt und in seiner Bedeutung für die Physiologie und Pathologie hervorgehoben wurde (S. 651).

Breslau, Februar 1883.

Digitized by Google

Nr. 9.

Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung.

III. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose

des Trockenpräparates Nr. 691 der patholog.-anatomischen Sammlung zu Würzburg) [1]).

Mit 13 Textfiguren.

1885.

Archiv für Anatomie und Physiologie, anatomische Abtheilung 1885.

Inhalt.

Seite

I. Beschreibung des Präparates 664
Aeussere Gestalt 664
Querschnitt der Diaphysen 665

[1]) Diese Abhandlung war in ihrer Anlage nur für den Abdruck in einem grösseren Werke des Hrn. J. Wolff „Ueber das Transformationsgesetz der Knochen" bestimmt. Der Nachweis der speciellen Bedeutung der vorhandenen complicirten Structur machte jedoch die Anwendung besonderer technischer Methoden und eine ausführlichere Erörterung einiger allgemeineren Fragen nöthig, so dass es angemessen erschien, den Inhalt derselben durch besonderen Abdruck leichter zugänglich zu machen. Die hier fehlenden photographischen Abbildungen suchte ich durch zahlreiche schematische Holzschnitte zu ersetzen, was um so eher möglich war, als bei der noch nicht ganz vollendeten Ausarbeitung der neuen Structur das Typische derselben an einer der wichtigsten Stellen nur durch Betrachtung mehrerer nebeneinander gelegener Schnitte im durchfallenden Lichte erkannt werden kann und somit auf photographischen Abbildungen nicht genügend hervortritt. Uebrigens wird Hr. Wolff, welchem die Abhandlung zur auszugsweisen Benutzung vorgelegen hat, zugleich die geeignetsten Schnitte photographisch reproduciren. [Dies ist geschehen in dem Werke: Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892, folio, 152 Stn., 12 Taf.]

Digitized by Google

Seite

Structur 667
Erster, medialer Structurtypus 667
Zweiter, mittlerer Structurtypus 668
Dritter, lateraler Structurtypus 671
Sonstiges Verhalten 672
II. Functionelle Bedeutung der neuen Structur 672
Methode der mechanischen Selbsterzeugung der Trajecterien . . 673
Künstliche Erzeugung der Structurtypen 675
Ermittelung des Neugebildeten an ihnen 676
Individuelle Verschiedenheiten der Structur des Femur 676
Ableitung statischer trajectorieller Structuren im Allgemeinen
Grundarten der Festigkeits-Beanspruchung:
Druck 678
Zug 678
Schub oder Abscheerung 679
Trajectorien 680
Druckconstruction 679
Functionelle Structur 682, 690
Zugconstruction 682
Torsionsconstruction 683
Biegungsconstruction 683
Säule, Röhrenknochen 689
Functionelle Gestalt 690, 700
Specielle Erklärung der Bedeutung der drei Structurtypen des Präparates: . . 690
Beziehung zwischen Structur und Gestalt des Präparates 700
Allgemeines Vorkommen der „functionellen Gestalt" der Knochen 701
Vollständiges Schema aller functionellen Structurformen der Knochen 702
A. Elementa statica substantiae spongiosae osseae . . . 703
1. Tubuli ossei 703
2. Lamellae staticae 704
3. Trabeculae osseae 704
4. Pila ossea 704
B. Formationes substantiae spongiosae osseae 704
1. Spongiosa tubulosa: completa, incompleta 705
2. Spongiosa reticularis: trabecularis, lamellosa 705
Spongiosa globata 706
„ ovata 706
Spongiosa rectangulata: recta, curvata 706
Spongiosa ordinata: Tractus ossei 707
Spongiosa inordinata 707
3. Spongiosa laminosa 707
Elementa statica substantiae compactae osseae 711
Tubuli ossei substantiae compactae 711
Laminae substantiae compactae 711

Digitized by Google

Seite
Der Function entsprechende Neubildung aller Spongiosaformen . 711
Unzweckmässigkeiten der Structur der statischen Elementartheile der Knochen 716
[Zurückweisung von Einwendungen gegen die functionelle Bedeutung der Structur der normalen Knochenspongiosa] 718

I. Beschreibung des Präparates.

Das Trockenpräparat Nr. 691 der Würzburger pathologisch-anatomischen Sammlung stellt eine rechtsseitige Kniegelenksankylose eines mit sehr starken Knochen ausgerüsteten, erwachsenen Individuums dar. Die allein vorhandenen Stümpfe des Femur und der Tibia sind unter einem Beugewinkel von etwa 80° in der Gegend der inneren Condylen knöchern mit einander verbunden, während die Reste der äusseren Knorren hinten 3,8 cm, vorn 6,5 cm weit von einander abstehen.

[**121**] Die Structur dieser äusseren Condylen ist durch Abschälen der Rinde sichtbar gemacht und zeigt den normalen Typus in der Anordnung ihrer Bälkchen; normaler Typus findet sich auch am Femur weiter oben, an der Tibia weiter abwärts von der Gelenkfläche. Durch genaueren Vergleich der Lage dieser bezüglichen normalen Structur bei drei normalen Paaren von Schenkelknochen ergiebt sich, dass an der Tibia hier etwa 0,5 cm, am Femur aber 3,5 cm Substanz, von der Gelenkfläche aus gerechnet, fehlen. Am Femur betrifft der Defect somit den ganzen epiphysären und auch noch etwas den diaphysären Theil des äusseren Knorrens, sodass überhaupt nur eben der Ursprung desselben aus der Diaphyse noch vorhanden ist. Die Grösse der Defecte beträgt zusammen etwa 4,0 cm, also fast gerade so viel als, wie oben erwähnt, der Abstand beider Knorren von 3,8 cm; sodass also die vorhandenen Theile beider äusserer Knorren sich in dem normalen Abstande von einander befinden.

Danach könnte man vermuthen, dass die inneren Condylen ohne Substanzverlust an ihren Berührungsflächen miteinander verschmolzen seien und so die Reste der äusseren Condylen im normalen Abstande von einander fixirt hätten. Es ist aber zu berücksichtigen, dass ursprünglich ein Defect vorhanden gewesen sein kann, welcher vielleicht durch zwischen gelagerte ostitische Knochenmasse compensirt worden ist.

Digitized by Google

Diese nicht mehr zu entscheidende Alternative erweist sich indessen bei der weiteren Untersuchung für das Interesse unserer Beschreibung, welches vorzugsweise auf die Bedeutung der inneren Structur gerichtet ist, als ohne Belang, indem sich zeigen wird, dass diese Structur weder der normalen Structur entspricht noch die atypischen Charaktere entzündlicher Knochenbildung besitzt.

Der bei der Beugung der Schenkelknochen zwischen denselben entstehende grosse Zwischenraum an der Vorderseite des Knies ist in einer Weise durch Knochenmasse ausgefüllt, die keine Abgrenzung der beiden Knochen gegen die Vereinigungsmasse erkennen lässt. Das Durchschnittsbild (Fig. 3, S. 669) zeigt den allmählichen Uebergang der vorderen und hinteren Contouren der vereinigten Knochen je in einander und zugleich einen Vorsprung, welcher an der Mitte der Concavität sich findet. Die Mitte dieses Vorsprunges würde als die Grenzscheide beider Schenkelknochen zu betrachten sein, sofern wir wüssten, dass die Knochen zur Zeit der knöchernen Vereinigung noch annähernd ihre normale Gestalt besessen haben. Der an dieser Stelle gemessene sagitale Durchmesser des Knochens beträgt 6,2 cm; der transversale Durchmesser der Vereinigungsmasse maass vor der Zerlegung des Präparates durch neun Sägeschnitte vorn 3,1 cm, hinten 3,2 cm.

Die Tibia ist nicht ganz in der Beugungsebene des früheren Kniegelenkes gelegen, sondern in einer etwas nach einwärts davon gelegenen Richtung dem Femur angefügt.

[**122**] Von den gröberen Verhältnissen beanspruchen noch die Dickenverhältnisse der Diaphysen und ihrer Compacta ein besonderes Interesse. Der femorale Antheil des Präparates ist oben durch einen reinen Querschnitt begrenzt, welcher ein eigenthümliches Verhalten zeigt, das am deutlichsten durch Vergleichung mit den Querschnitten normaler Femora wird. Zu diesem Zwecke stellen in Fig. 1 a und b solche Durchschnitte an entsprechenden (10 cm oberhalb des unteren Femurendes gelegenen) Stellen zweier normaler rechter Oberschenkelknochen nach Naturselbstdruck dar; Fig. c dagegen ist die Abbildung des Querschnittes unseres Präparates nach einer von Herrn Prof. Köster vor dem Zersägen aufgenommenen Skizze. (Dieser Autor hat bereits vor 12 Jahren dem Präparate seine

Digitized by Google

Aufmerksamkeit geschenkt und einige Skizzen der äusseren Formverhältnisse und eines Durchschnittes angefertigt. Diese liegen mir nebst einer kurzen Beschreibung, in welcher besonders das jetzt zu erwähnende wichtige Verhalten des Querschnittes hervorgehoben wird, zugleich mit dem Präparate vor.) Alle drei Abbildungen sind hier in gleicher Weise zu der von dem Pfeile bezeichneten Richtung orientirt. Sie lassen erkennen, dass die Querschnitte der normalen Knochen rundlich oder eher noch ein wenig queroval und auch in ihrer compacten Substanz nach allen Richtungen ziemlich gleich dick sind, während der Querschnitt des Präparates sowohl in seinem äusseren Umfang, wie in seiner Knochensubstanz von vorn nach hinten dicker als im Querdurchmesser, ja absolut betrachtet, stark verdickt ist. Die seitlichen Partien der Compacta zeigen dagegen eine erhebliche Verdünnung. In Folge dessen bilden der äussere und der innere Contour dieses Durchschnittes zwei Ellipsen, deren Längsaxen senkrecht zu einander orientirt sind (Köster). Die Tibia besitzt keinen Querschnitt, sondern ist sehr schräg abgeschnitten. [**123**] Gleichwohl aber ist deutlich zu erkennen, dass ebenfalls eine starke Verdickung der vorderen und hinteren Compacta unter Verdünnung der seitlichen Compacta stattgefunden hat. Letztere hat ihre compacte Beschaffenheit durch starke Erweiterung der Gefässcanäle zum Theil eingebüsst, was mit einem früheren entzündlichen Process im Zusammenhang steht, dessen Producte in Form von Osteophyten an

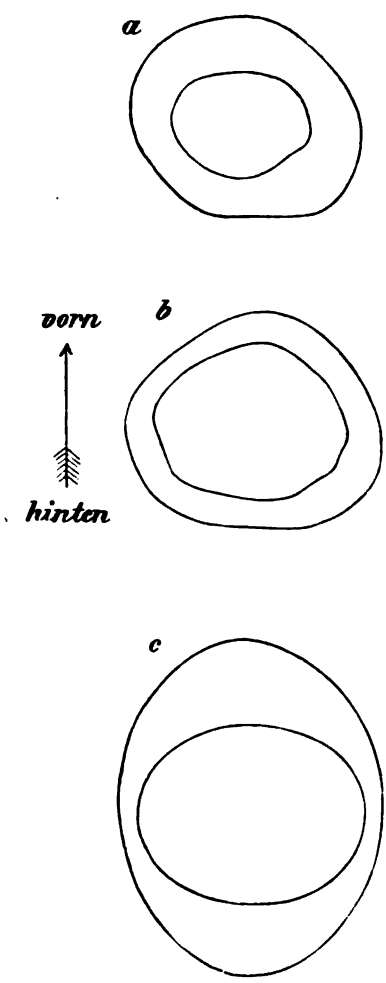


Fig. 1.

Digitized by Google

der Oberfläche und von atypischer Spongiosa im Markraume der Tibia sich vorfinden.

Der wichtigste Theil des Präparates, die Structur desselben, stellt sich in einer geradezu verwirrenden Mannigfaltigkeit dar. Sie ist erkennbar von der inneren Seite des Knochens her, wo an der Vereinigungsstelle die Compacta abgeschält ist, ferner an den parallel zur vormaligen Beugungsebene des Knies geführten Sagittalschnitten, welche von aussen nach innen zu mit fortlaufenden Nummern versehen sind. Nach wiederholter Betrachtung, und indem man die

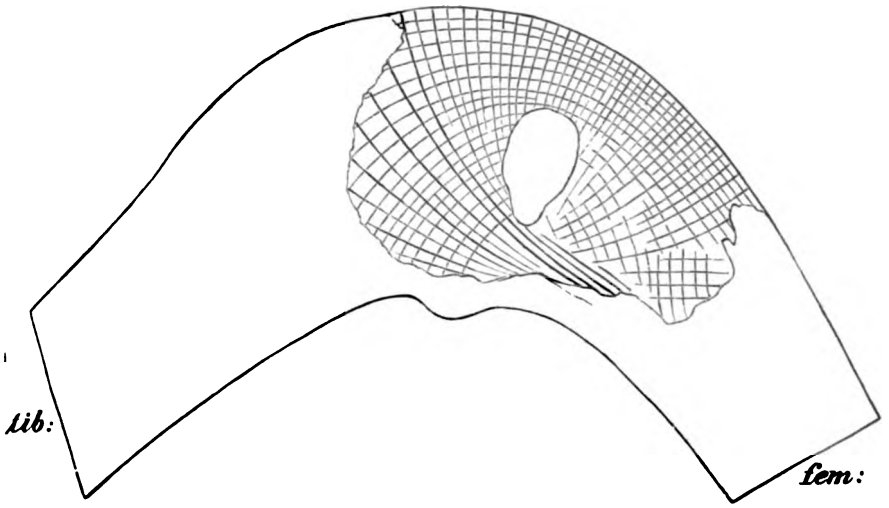


Fig. 2.

Schnitte gegen das Licht hält und allmählich noch vorhandene entzündliche Schlacken übersehen lernt, sondert sich die Mannigfaltigkeit der Bilder dieser Ansichten in drei von innen nach aussen aufeinanderfolgende Structurtypen, deren Uebergangsstufen auf den zwischenliegenden Schnitten sich finden.

Der **erste Structurtypus** ist auf der durch Abschälen ihrer Rinde beraubten inneren Seite der vereinigten Knochen sichtbar und im Holzschnitt Fig. 2 schematisch [bei J. Wolff auf Taf. VIII, Fig. 52 photo-lithographisch] dargestellt. Er wird repräsentirt durch zwei rechtwinkelig zu einander stehende Bälkchensysteme, von denen das

Digitized by Google

eine [**124**] allenthalben rechtwinkelig zu dem Abgrenzungscontour an der convexen Seite anhebt und in allmählichen Bogen unter stetiger Convergenz der Balkenlinien gegen die Concavität hinzieht. Diese Convergenz findet gegen eine schon etwas oberhalb des an der Concavität befindlichen convexen Vorsprunges gelegene Stelle statt und zwar derart, dass die von der Tibia her kommenden Balkenzüge sich in einen Zug sammeln, der an der Hinterseite des Femur noch weiter aufwärts verläuft. Der Verlauf der von dem Femur absteigenden Bälkchen ist dagegen über die bezeichnete Stelle der Convergenz hinaus nicht deutlich zu verfolgen. In der Mitte zwischen diesen beiden Zügen ist ein grosser durch Ausbrechen der Bälkchen entstandener Defect, zu dessen Entstehung aber wohl in einer besonders schwachen Beschaffenheit der Spongiosa eine Prädisposition gegeben war. Das zweite Balkensystem ist in seinem Verlauf durch seine allenthalben rechtwinkelige Stellung zum ersten vollkommen bestimmt.

Zu erwähnen ist noch, dass das erstere System auf der Seite der Concavität am stärksten ausgebildet ist, wo die Bälkchen geradezu zu Platten untereinander verschmelzen, welche der Biegungsebene des Knies parallel sind. Im Gegensatz dazu ist das zweite System an der Convexität am stärksten und wird hier durch mächtige dichtgelagerte Balkenzüge dargestellt, welche beide Knochen in allmählichem der Oberfläche parallelen Bogen mit einander verbinden; während gegen die Concavität hin nur schwache Bälkchen die Theile des hier überwiegenden ersten Systemes quer verbinden. Eine besonders abgegrenzte, etwa blos eingelagerte Knochenpartie ist nicht vorhanden; vielmehr gehen die Balkenzüge durch die ganze freigelegte Fläche beider Schenkelknochen und ihrer Verbindung hindurch. Ganz oben am Femur sind schon einige der ursprünglichen Structur zugehörige Bälkchen freigelegt; und unten an der Tibia ist die Begrenzung unserer typischen Structur durch eine dünne Schicht entzündlicher ungeordneter Spongiosa gebildet.

Der **zweite Structurtypus** tritt etwa 1 m weiter nach aussen, auf (Sagittalschnitt Nr. 9) am deutlichsten hervor und ist in Holzschnitt Fig. 3, stark schematisirt und durch Balkenzüge aus Schnitt 8 und 7

Digitized by Google

vervollständigt, dargestellt[1]). Seine Structur besteht im Wesentlichen aus drei Hauptsystemen. Eines von diesen verbindet die vorderen compacten Lagen beider Knochen, das andere hat die gleiche Beziehung zu den hinteren compacten Schichten, und das dritte steht rechtwinkelig zu diesen beiden und setzt sie beide mit einander in Beziehung.

Das erste Bälkchensystem zieht sich demgemäss von der vorderen compacten Lage des Femur in wiederum dem vorderen Profilcontour der Knochenverbindung parallelen Zügen herunter gegen die vordere Compacta der Tibia. Die Balken dieses, seiner Function

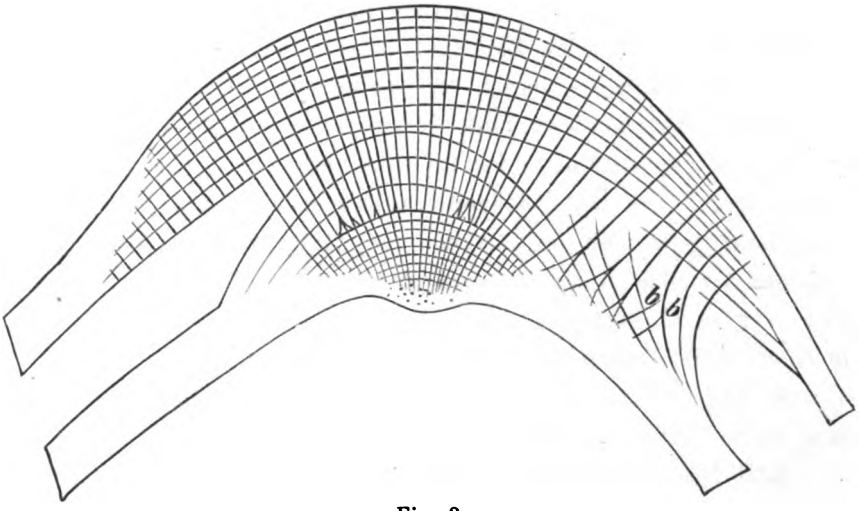


Fig. 3.

nach als Zugsystem zu bezeichnenden Structurtheiles, sind um so dicker und dichtgestellter, je weiter sie nach vorn zu liegen.

Das zweite System setzt die [**125**] hinteren compacten Lagen beider Knochen in Verbindung durch Bogen, welche zunächst dem hinteren Profilcontour von beiden Knochen aus etwas divergiren und den

[1]) Von diesem Typus hat Wolff keine photographische Abbildung gegeben, eben weil seine Charaktere an keinem der vorhandenen einzelnen Schnitte alle hervortreten; er bildet daher ein ähnliches Stadium eines anderen Präparates ab, Taf. VIII, Fig. 55, an welchem aber an Stelle des hier vorhandenen zweiten Bälkchen-Systemes eine compacte Masse sich findet.]

Digitized by Google

convexen Vorsprung dieses Contours bewirken. Weiter nach vorn zu aber bilden die Bälkchen vorwärts convexe und divergirende Bogenzüge. Dieses System ist als Drucksystem zu bezeichnen und ist hinten am dichtesten, stellenweise sogar von fast compacter Beschaffenheit.

Jedes dieser beiden Systeme ist nun drittens in sich wieder gestützt durch rechtwinkelig zu den Hauptzügen stehende schwächere Nebenbälkchen. Beide Systeme aber sind gegeneinander gestützt durch eine Verlängerung dieser Nebenbälkchen, welche den Raum zwischen beiden Systemen einnimmt und schon durch die starke Entwickelung der dichtgestellten, in dem mittleren Zuge sogar fast eine compacte Lage bildenden Bälkchen als ein besonderes System, als Stützsystem aufzufassen ist. Dieses besteht somit aus radiär von der convexen zur concaven Seite verlaufenden convergirenden Zügen, die sich an den Seiten, unter Bildung einiger rundlicher Maschen, auf die Bogen des Drucksystemes aufsetzen und zum Theil in dasselbe eindringen. Wo die Bälkchen dieses Systemes sehr dicht stehen, schliessen sie sich zu Lamellen oder auch zu Röhren, ja stellenweise fast zu Compacta zusammen; an letzteren Stellen ist dann die eigentliche Verlaufsrichtung der constituirenden Züge nicht mehr zu erkennen und nur nach den Richtungen der angrenzenden noch etwas mehr getrennten Bälkchen zu beurtheilen.

[**126**] Dieses Stützsystem nimmt nur die eigentliche Vereinigungsstelle beider Schenkelknochen, nur die Stelle stärkster Krümmung ein. Weiter aufwärts in dem Femur finden sich auf den Schnitten dieses Typus, Nr. 7 bis 9, einige gebogene Balkenzüge, welche Reste der ursprünglichen Structur des Knochens darstellen, aber in dem an der Krümmungsstelle sich findenden Maschenwerk bereits durch deutlich erkennbare Stützbälkchen *b, b* Fig. 3 befähigt werden, der Function des Stützsystemes zu dienen. Auch ist an der Uebergangsstelle zu dem eigentlichen Stützsystem schon eine wirkliche Umänderung der Richtung dieser Reste der normalen Structur im Sinne der neuen zu erkennen. Abwärts dagegen von der Vereinigungsstelle der Knochen, in der Tibia findet sich dichte entzündlich atypische Spongiosa, welche aus der schematischen Abbildung weggelassen worden ist.

Digitized by Google

Der **dritte Structurtypus** zeigt sich am vollkommensten auf dem Schnitte Nr. 2, welcher dicht neben der Aussenfläche der Vereinigungsmasse geführt ist (Fig. 4)[1]). Er besteht wesentlich aus zwei Systemen, von denen das erste von der vorderen Rinde des Femur zum entsprechenden Theil der Tibia herabzieht und also mit dem Zugsysteme des zweiten Typus übereinstimmt. Als Unterschied von diesem Typus fehlt nun aber auf Seite der Concavität das Drucksystem, da die hinteren Compactae beider Knochen, statt mit einander in Verbindung zu treten, frei durch einen 2 bis 5 mm breiten Spalt getrennt endigen.

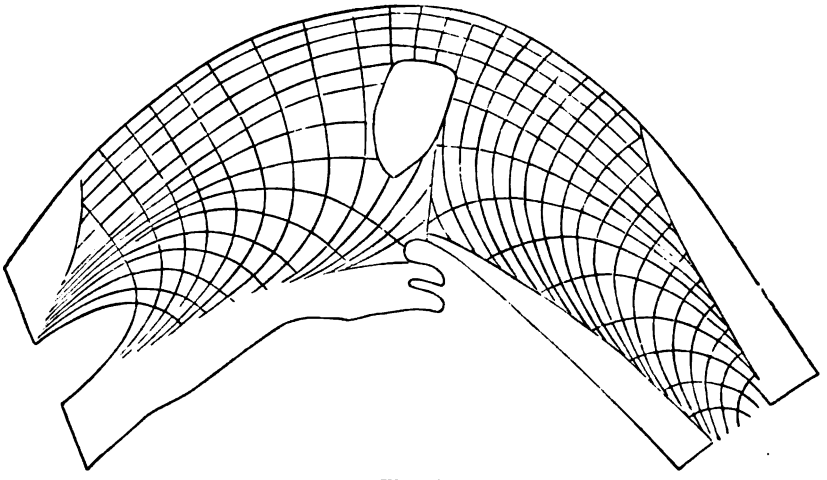


Fig. 4.

Dagegen ist nun gleichfalls ein Stützsystem vorhanden, das von der hinteren Compacta gegen die vordere und gegen das vorn befindliche Zugsystem hinzieht, dabei aber [127] principiell von dem Stützsystem des zweiten Typus dadurch unterschieden ist, dass die Fasern nicht gegen die Concavität, sondern im Gegentheil gegen die Convexität hin convergiren, indem sie durch Auffaserung der hinteren Compacta entstehen und sich dann in gegen die Concavität convexem Bogen nach vorn biegen, um schliesslich rechtwinkelig zu dem daselbst befindlichen

1) Die Abbildung Wolff's von diesem System, Taf. VIII, Fig. 51, ist nicht identisch mit dem von mir abgebildeten Schnitt, entspricht ihm aber in den wesentlichsten Theilen.

Digitized by Google

Zugsystem zu endigen. Sie stimmen somit in ihrem Verlaufe wesentlich mit den normalen Balkenzügen des Femur und der Tibia überein, nur dass diese sich nicht so weit herab erstrecken würden.

Im Allgemeinen ist noch zu erwähnen, dass auch auf Querschnitten durch die Vereinigungsstelle die Balken von vorn nach hinten, also von der Convexität gegen die Concavität convergiren würden, was im Zusammenhang damit steht, dass die Vereinigungsmasse hinten schmaler als vorn ist. Ferner ist als Unterschied der Spongiosa im femoralen Antheil vom tibialen anzuführen, dass im ersteren die Knochenbälkchen dicker und dafür weniger dichtgestellt sind als in letzterem, und dass sie im Femur von normal heller Farbe, in der Tibia aber dunkelrothbraun sind, welch' letzteres wohl auf eine noch zur Zeit des Todes vorhanden gewesene abnorm starke Vascularisation der Tibia hindeutet.

Köster hatte, als er vor zwölf Jahren unser Präparat abzeichnete und eine kurze Beschreibung dazu lieferte, nur Einen Durchschnitt zur Verfügung, der etwa in der Mitte zwischen der Stelle des von mir unterschiedenen zweiten und dritten Typus gelegen war und ein für sich nicht zu deutendes verwirrtes Bild darstellte. Doch war ihm die Abweichung dieser Structur von der an der inneren Oberfläche durch Abschälen der Rinde von ihm sichtbar gemachten Rinde nicht entgangen. Dieser ungelöste Widerspruch war wohl die Veranlassung zur Unterlassung einer Publication. Durch eine grössere Anzahl von Durchschnitten begünstigt, haben wir einen vollkommeneren Einblick in das Präparat gewonnen und stehen nun vor der Aufgabe, die dreifache Verschiedenheit in der Structur, sowie die Züge jeder dieser drei Typen zu erklären.

II. Functionelle Bedeutung der neuen Structur.

Die Deutung dieser complicirten Verhältnisse ist in der That sehr schwierig und zwar, wie ich aus vergeblichen Anfragen bei Constructeuren erschliesse, nicht blos für Dilettanten in der graphischen Statik. Ich würde daher kaum in der Lage sein, dem Leser etwas die Gewähr der Richtigkeit Bietendes entgegenbringen zu können, wenn es mir nicht zu diesem Zwecke gelungen wäre, eine *„Methode der*

Digitized by Google

mechanischen Selbsterzeugung der Trajectorien" aufzufinden, welche auch in so complicirten Verhältnissen noch anwendbar ist, freilich erst, nachdem die geistige Analyse die Sonderverhältnisse in ihrem Wesen annähernd erkannt und daher ermöglicht hat, diese wesentlichen Verhältnisse künstlich zu reproduciren.

Diese *Methode der mechanischen Selbsterzeugung der Trajectorien durch die Beanspruchung* ist im Principe sehr einfach, aber technisch nicht ganz leicht zu handhaben; sie besteht im Ganzen aus drei Modifi- [**128**] cationen der Verwendung desselben Principes, welche sich gegenseitig unterstützen und controlliren, und, wie ich glaube, in ihrer Vereinigung in Zukunft für den Hausbedarf der Anatomen und Chirurgen an trajectorieller Einsicht ausreichen werden. An einem Gummimodell des zu deutenden Objectes macht man die bei Druck, Zug, Biegung oder Torsion desselben entstehenden Linien stärksten Druckes resp. Zuges dadurch oberflächlich wahrnehmbar, dass man die Oberfläche vorher recht gleichmässig mit flüssigem *Paraffin* überstreicht. Bei der Deformation durch Biegung entstehen in dem Paraffinüberzug Sprünge, welche an den Stellen überwiegenden Zuges rechtwinkelig zum Zuge, an den Stellen überwiegenden Druckes rechtwinkelig zum Druck gestellt sind. [Diese Linien stellen also auf der Zugseite die Richtung der secundären Drucktrajectorien, auf der Druckseite die Richtung der secundären Zugtrajectorien dar]. Zeichnet man diese Linien ab und zu jedem System noch das zugehörige rechtwinkelige hinein, so gewinnt man eine vollkommene Uebersicht der Druck- und Zugtrajectorien.

Bestreicht man hingegen das Gummimodell statt mit Paraffin mit einer sehr *dünnen Schicht von Stearinsäure*, so erhält man bei der Deformation die Abscheerungslinien durch Sprünge dargestellt. Da diese der Theorie nach bei minimalen Deformationen immer unter Winkeln von 45° zu den stets rechtwinkelig zu einander stehenden Druck- und Zuglinien orientirt sind, so kann man aus ihnen gleichfalls diese letzteren beiden Systeme durch Einzeichnen leicht herstellen. Die Stearinsäure hat den Vorzug, dass sie sofort nach dem Aufstreichen wieder hart wird, während beim Paraffin dazu eine halbe Stunde erforderlich ist.

Digitized by Google

Streicht man die Stearinsäure dick auf, so erhält man auch zunächst wie beim Paraffin die zu Druck und Zug rechtwinkelig stehenden Linien, ebenso wie man in dünn aufgestrichenem Paraffin auch leicht die Abscheerungslinien zu sehen bekommt, besonders bei Biegung und zwar in der Nähe der neutralen Axe, weil hier die Abscheerung am stärksten, Druck und Zug am schwächsten ist. Deshalb ist es gut, um Verwirrung zu vermeiden, das Paraffin immer nur dick, das Stearin immer nur dünn aufzutragen. Ich zweifle nicht, dass sich Substanzen von so verschiedener Druck-, Zug- und Scheerfestigkeit finden werden, oder durch Mischung herstellen lassen, dass solche Vermischung der Charaktere der Furchen ganz vermieden werden kann.

Es giebt nun noch eine dritte auf demselben Principe beruhende Methode, welche besonders für Anfänger leicht zu übersehende Resultate liefert; letzteres deshalb, weil sie blos Ein Liniensystem, dieses aber in seiner Totalität sichtbar macht, und zwar das leichter verständliche Zugsystem, während die Paraffinmethode, wie erwähnt, nur zwei halbe Systeme und die Stearinmethode die beiden schwerer verständlichen Abscheerungssysteme darstellt. Diese Methode beruht auf der Verwendung so *schlechten Gummis* zu den Modellen, dass es auf seiner (im Ruhezustand natürlich glatten) Oberfläche bei der Deformation in Folge ungenügender Elasticität feine, eben noch mit blossem Auge sichtbare Falten bildet. Diese Falten stellen in sehr reinen trajectoriellen Bogenlinien die [**129**] Richtungen stärkster Zugbeanspruchung dar und erstrecken sich bei Biegung sogar fast bis zur neutralen Zone, gewähren also einen sehr vollkommenen Ueberblick; sie haben aber natürlich den Nachtheil, dass sie nicht fixirt sind und mit dem Aufhören der Deformation wieder verschwinden. Ich verwandte zu dieser Methode graues sehr schwefelreiches Gummi, dessen vom Giessen her glatte Oberfläche durch längeres Liegen an der Luft rigid geworden war. Ist die Oberfläche sehr unelastisch geworden, so bildet sie zwar grobe weniger rein gebogene Falten, welche aber den Vorzug haben, dass sie in aufgestrichener Stearinsäure Brüche hervorbringen und sich so fixiren.

Bezüglich der ersteren beiden Methoden ist noch zu erwähnen, dass man dasselbe Stück Gummi nicht zu verschie-

Digitized by Google

denen Arten der Beanspruchung verwende, da es, offenbar in Folge allmählicher innerer Anpassung an die früheren Deformationen, bei späterer anderer Beanspruchung unreine Linien giebt. Auch scheinen solche Gummistücke leichter Abscheerungssprünge entstehen zu lassen, als noch ungebrauchte, im Innern noch homogene Substanz. Wer mehrere solche Versuche zu machen gedenkt, lässt sich am besten in einer Gummiwaarenfabrik eine grössere, etwa 12 mm dicke Platte aus grauem billigen Gummi giessen[1]).

Mit Hülfe dieser Methoden war nun zu versuchen, ob an entsprechenden Gummimodellen unseres Präparates Linien gewonnen werden könnten, welche mit den drei geschilderten Structuren übereinstimmten; und dies musste, wenn es für uns von Bedeutung sein sollte, unter Verhältnissen geschehen, welche sich an dem Präparate als wirksam nachweisen liessen. Um diese Entstehungsbedingungen zu finden, hätte man so lange an dem Modell probiren können, bis die gewünschten Linien hervortraten oder bis die Gewissheit gewonnen war, dass dies überhaupt unmöglich sei; oder aber man suchte zunächst nach den eventuellen besonderen Bedingungen, welche sich an dem Knochenpräparate an jeder der drei durch besondere Structur ausgezeichneten Stellen fanden und ahmte diese dann bei der Beanspruchung des Gummimodelles nach. Ich wählte natürlich diesen letzteren directen Weg. Als solche, die besonderen Structuren erzeugenden Bedingungen erschienen mir an der medialen Oberfläche, der Stelle des ersten Structurtypus, die Continuität der ganzen Schicht, welche eine Druck- und Zugvertheilung wie bei der Biegung eines soliden Körpers gestattete; beim zweiten Typus fasste ich als das

[1]) Eine sehr geniale, genaue Messungen der Grösse der localen Beanspruchung gestattende, aber weniger für Laien geeignete und sehr grosse Modelle erfordernde Methode zur Ermittelung der Trajectorien hat E. Winkler, Prof. an der polytechnischen Hochschule in Berlin, erfunden. Dieselbe besteht darin, dass er Gummiplatten auf eine Matrize giessen lässt, in welche lauter gleich grosse, sich tangirende Kreise gravirt und ausserdem die Mittelpuncte dieser Kreise ausgestochen sind. Deformirt man eine davon abgegossene Platte, so entstehen aus den Kreisen Ellipsen; man braucht blos die langen und kurzen Axen der Ellipsen einzuzeichnen, um die Zug- und Drucktrajectorien zu gewinnen; und an den Aenderungen der Abstände der Mittelpuncte kann man direct die Grösse der Beanspruchung jeder Stelle messen.]

Digitized by Google

Wesentlichste die vollkommene Trennung der Angriffspuncte des Biegungszuges und des Biegungsdruckes auf, welche hier aus der hohlen Beschaffenheit der beiden Schenkelknochen resultirt; während beim dritten Typus das erwähnte Fehlen einer Verbindung zwischen den beiden hinteren compacten Lagen beider Knochen eine genügende Veranlassung bot, da in Folge dessen die Knochen hier nicht aufeinander drücken und jeder derselben sich daher nur gegen die [**130**] vordere Compacta und deren durch ein Zugsystem hergestellte Vereinigung beider Knochen anstemmen konnten, wie Aehnliches unter normalen Verhältnissen gleichfalls gegen die vorderen Compactae geschieht und daher auch hier wie dort durch übereinstimmend gebogene Bälkchen ausgeführt wird. In diesem einfacheren Falle schien mir daher die Prüfung an einem besonderen Gummimodelle nicht nöthig.

Die Versuche über die beiden ersten Fälle ergaben die Richtigkeit der gemachten Annahmen, indem bei der künstlichen Erzeugung der erwähnten Bedingungen Bogenlinien hervortraten, welche, abgesehen von quantitativ bedingten Abweichungen, in ihren wesentlichen Charakteren mit denen der Präparate übereinstimmten. Die Vergleichung der so gewonnenen Figur 9 auf Seite 692 mit dem Schema I Fig. 8 daselbst, und der Fig. 12 auf Seite 695 mit dem Schema II Fig. 11 wird den Leser davon überzeugen.

So war erwiesen, dass die beschriebenen Structuren unseres Präparates *Trajectorienstructuren* und damit im höchsten Maasse zweckmässige sind.

Um nun zu erkennen, ob oder wie weit diese Structuren neu gebildet sind, müssen sie mit der normalen Structur der beiden Schenkelknochen, nachdem dieselben in die entsprechende Beugelage zu einander gebracht sind, verglichen werden. Bei der Herstellung dieser entsprechenden Lage ist ein gewisser Spielraum gelassen je nach dessen Ausnutzung der Vorsprung an der Concavität von Seiten der normalen Knochen nur durch die Tibia oder zum Theil auch durch das Femur hergestellt wird.

Ferner ist die *Structur des unteren Femurendes bei verschiedenen Individuen,* wie ich bei dieser Gelegenheit fand

Digitized by Google

eine *sehr verschiedene*, augenscheinlich in *Anpassung* daran, ob das Individuum seine Beine fast blos zum Stehen (besonders auch öfter zum einbeinigen Stehen) und Gehen oder auch zu öfterem Hocken verwendet hat.

Schliesslich ist zu vermuthen, dass überhaupt nicht die normalen sondern durch Caries verzehrte oder durch entzündliche Processe alterirte Knochen mit einander in Verbindung getreten sind. Nehmen wir deshalb zum Vergleiche den zur Herstellung unserer Structuren günstigsten Fall, sodass also möglichst wenig der zweckmässigen Structur als neu gebildet aufzufassen wäre. Fig. 7, S. 691, stellt dies Verhalten grob schematisch in den Hauptrichtungen der Spongiosabälkchen dar, wobei aber zu beachten, dass, statt der gezeichneten viereckigen Maschen am Gelenkrand der Epiphyse rundliche Maschen und in der Mitte der Epiphyse zum Theil Knochenlamellen vorhanden sind, sodass in natura die gezeichneten Richtungen nur eben deutlich erkennbar hervortreten. Der Vergleich dieser Richtungen mit denen der Bälkchen des Präparates lässt deutlich erkennen, dass keiner der drei Structurtypen einfach durch Ausfüllung der vorderen grossen Lücke hätte entstehen können, sondern das in allen dreien, am wenigsten aber im dritten, ausser der neuen Structur [**131**] in der Ergänzungsmasse noch Umänderungen der alten Structuren nothwendig waren. Damit ist erkannt, dass wir in den Structuren unseres Präparates grösstentheils directe (s. S. 539) zweckmässige „Anpassungen an neue functionelle Verhältnisse" zu erblicken haben.

Mit der Gewinnung dieser Einsicht wird das Interesse eines Theiles der Leser dieser Abhandlung befriedigt sein; ein anderer, wohl kleinerer Theil wird aber den berechtigten Wunsch hegen, in die Lage versetzt zu werden, selber die *specielle functionelle Bedeutung dieser* durch einen Vergleich im Allgemeinen als zweckmässig erkannten *neuen Structuren* beurtheilen und danach ihre Zweckmässigkeit selber ableiten zu können. Um dieses Ziel vollkommen zu erreichen, wäre vieljähriges Studium der Mathematik, Mechanik, Elasticitätslehre und graphischen Statik erforderlich. Wir müssen uns daher mit einem geringeren, blos angenähertem Maasse

Digitized by Google

von Verständniss begnügen; und ich will versuchen die nöthigen Grundbegriffe für dieses Verständniss auf ganz elementare Weise zu entwickeln, so wie ich sie mir durch Nachdenken und Experimente grösstentheils selber erworben habe.

Ableitung statischer trajectorieller Structuren im Allgemeinen.

Sind zwei Puncte oder Theilchen gegeben, welche durch zwischen ihnen wirkende Kräfte in ihrer gegenseitigen Lage erhalten werden, so werden sie jedem Versuch, diese ihre relative Lage zu einander zu ändern, einen gewissen Widerstand entgegensetzen; die Fähigkeit zu diesem Widerstand gegen Deformation heisst *Festigkeit.* Sucht man dieselben einander in Richtung ihrer Verbindungslinie zu nähern, so hat man den *Druckwiderstand* des Systemes zu bekämpfen; man nimmt also den Druckwiderstand, die Druckfestigkeit des Systemes in Anspruch, oder, wie man sagt, man beansprucht das System auf Druck. Sucht man die Puncte in ihrer Verbindungsrichtung von einander zu entfernen, so wird der *Zugwiderstand* derselben beansprucht, ihre Vereinigung wird auf Zug beansprucht. Kräfte, welche in Richtung der Verbindungslinie beider Puncte oder Theile wirken, heissen normale Kräfte, und zwar *Druckkräfte,* wenn sie Näherung, *Zugkräfte*, wenn sie Entfernung bewirken oder hervorzubringen streben. Die Spannungen, welche durch diese Kräfte hervorgebracht werden, heissen *Normalspannungen* und sind also ihrer Art nach *Zug-* und *Druckspannungen.*

Man kann nun die Lage beider Puncte noch in unendlich vielen Richtungen gegeneinander zu ändern suchen; es ist aber klar, dass dann immer zugleich entweder Entfernung oder Näherung erstrebt, also Zug oder Druck ausgeübt wird; nur in den Richtungen zweier einander parallelen Ebenen kann eine ganz neue Art der Inanspruchnahme der Widerstandsfähigkeit stattfinden, das ist in den Ebenen, welche rechtwinkelig zur Verbindungsrichtung beider Puncte in letzteren errichtet werden. Werden die Puncte in diesen Ebenen, den Schiebungsebenen gegeneinander verschoben, so beansprucht man das System auf *Schiebung,* auf *Schub* oder, wie

Digitized by Google

man auch sagt, auf *Scheerung* oder *Abscheerung.* Kräfte, welche in dieser Weise wirken, heissen *Scheerkräfte*, *Schubkräfte*, oder transversale Kräfte, die durch sie bewirkten Spannungen *Schubspannung* oder Transversalspannung. In den Schiebungsebenen ist Wirkung nach unendlich vielen Richtungen möglich.

Alle zwischen diesen dreierlei Richtungen gelegenen Beanspruchungen sind nothwendig blos Zusammensetzungen dieser erwähnten „drei Grundarten der Beanspruchung" von Widerständen; denn ihre Richtungen lassen sich immer auf eine Richtung der Schiebungsebene und auf die Zug- oder die Druckrichtung zerfällen.

1. Herstellung einer *reinen Druckconstruction.*

Unterwirft man statt eines linearen Gebildes einen Körper, z. B. einen Würfel aus Gummi elasticum, einem „reinen" Druck, wobei die Krafteinwirkung rechtwinkelig zu seiner Oberfläche erfolgen muss, so wird er bekanntlich nicht blos [**132**] in der Druckrichtung niedriger, sondern zugleich nach den Seiten hin dicker. Die rein quer und die schräg zur Druckrichtung gedachten Durchschnitte durch das Gebilde sind also grösser geworden; die Theile, welche im Zustande der Ruhe in jedem solchen Schnitte lagen, sind somit auseinandergedrängt worden durch zwischen sie eingeschobene Theile aus den Längsrichtungen; es war bei der Compression also nicht blos der Widerstand gegen die primäre Beanspruchung, gegen die Näherung der Theile in der Druckrichtung, sondern auch noch ein Widerstand der Theile gegen Entfernung, also gegen secundär entstehenden Zug zu überwinden.

Genauer genommen werden nicht blos die in der Richtung des Druckes gelegenen Theile einander genähert, sondern dasselbe geschieht natürlich auch mit Theilen in unendlich vielen schräg dazu liegenden Richtungen bis zu so grosser Schrägstellung, dass die Verkürzung durch die gleichzeitige Verdickung in querer Richtung compensirt bezw. übercompensirt wird. In Richtung des Druckes aber ist die Näherung, also auch der zu überwindende Widerstand am grössten. Der Druck überträgt sich in unserem einfachen Modell, dem Würfel

Digitized by Google

bei der gedachten Art der Belastung, somit am stärksten von Theil zu Theil in der Richtung des einwirkenden Druckes.

Richtungen stärkster Uebertragung einer Kraft von Theil zu Theil in einem Körper werden, allerdings auf Grund einer ursprünglich anderen Vorstellung, als Uebertragungsrichtungen *κατ ἐξοχήν*, als *„Trajectorien“* bezeichnet. Ihnen wird in der constructiven Technik eine ganz besondere Beachtung geschenkt, welche sich darauf gründet, dass, wenn in ihnen genügender Widerstand geleistet wird, eine besondere Widerstandsleistung in den anderen Richtungen, in welchen die Kräfte ja nur schwächer wirken, nicht nöthig ist. Nach obigen Arten der Spannungen haben wir *Zugtrajectorien*, *Drucktrajectorien* und *Schub-* oder *Scheertrajectorien* zu unterscheiden. Diese Trajectorien können geraden oder gebogenen Verlauf haben; letzteren Falles heissen sie *Zug-, Druck- und Scheercurven.* [Es sei gleich hinzugefügt, dass die Curven der beiden Normalspannungen die Zug- und Druckcurven bei jeder Art der Einwirkung stets rechtwinkelig zu einander stehen. Unter den unendlich vielen Richtungen, in denen die Scheerspannung wirkt, bilden gleichfalls stets rechtwinkelig zu einander stehende Richtungen resp. Curven die Linien stärkster Scheerspannung; mit anderen Worten die Scheercurven stehen gleichfalls stets rechtwinkelig zu einander. Sie schneiden die Trajectorien der Normalspannungen stets unter Winkeln von 45°. Die Scheerspannung ist in den uns angehenden Verhältnissen stets geringer als die Normalspannung.]

Müsste unser, Druckwiderstand leistender Würfel aus äusseren Gründen[1]) eine Grösse haben, welche im Verhältniss zu der geringen Grösse des stattfindenden Druckes es nicht nöthig macht,

[1]) Eine gewisse Grösse in der Breite der den Druck aufnehmenden Flächen ist nöthig und daher durch Personalauslese gezüchtet. Dies deshalb, weil solche Constructionen stabiler sind, indem alsdann bei den stets vorkommenden, wenn auch nur geringen Seitwärtsbiegungen, in Folge relativer Verkleinerung des grossen Hebelarmes der angreifenden Kraft im Verhältnisse zum Hebelarme der widerstehenden Theile sowohl die Bänder wie das Stützmaterial an seinen Rändern weniger stark in Anspruch genommen und abgenutzt werden.

Für unser Verständniss der Substantia spongiosa wird es gut sein, die **„relative Beanspruchung“** als bestimmten Begriff einzuführen. Darunter ist

Digitized by Google

den ganzen Würfel massiv zu gestalten, [würde also die „relative Beanspruchungsgrösse" eine geringe sein,] so würde es sich fragen, wo die Masse hinzulegen ist, damit die gewünschte Festigkeit mit einem Minimum an Material hergestellt werde. Nach Obigem würde es also genügen, um der primären Beanspruchung, dem directen Drucke zu begegnen, im Innern Stäbe in der Richtung des einwirkenden Druckes anzubringen. Nun wäre noch der zugleich entstehenden secundären Beanspruchung dem Zug zu begegnen. [Aber bei der geringen Biegungsfähigkeit dünner, d. h. vielmal längerer als dicker Stäbe würden freistehende, blos an den Enden durch die Abschlussfläche verbundene Stäbe sich bei der Belastung beliebig seitlich ausbiegen event. auch nach innen gegeneinander biegen; das Gebilde würde also keine erhebliche Druckfestigkeit besitzen. Zu dieser ist noch nöthig, dass innere Entfernungen und Näherungen der Stäbe und damit ihre Biegung verhindert werde.] Diese secundäre Zug- (event. Druck-)Beanspruchung[1]) in einem körperlichen Spongiosanetze findet in unendlich vielen, am stärksten aber nur in den rechtwinkelig zur Hauptbeanspruchung gelegenen Richtungen statt; und diese immer noch unendlich vielen Richtungen in jedem Querschnitte lassen sich

zu verstehen die auf die Flächeneinheit bezogene Grösse der Beanspruchung der Festigkeit; sie wird ausgedrückt durch den Quotienten aus Beanspruchungs- s. Spannungsgrösse (Belastungsgrösse etc.) und der Grösse der belasteten Fläche.

Die Grösse dieser Flächen ist bei unseren Knochen durch mannigfache, zum Theil von der Belastungsgrösse oder sonstigen Spannungsgrösse unabhängige Momente gegeben. So z. B. ausser den eben genannten Verhältnissen bei den äusserlich relativ dickeren Knochen der Vögel als der Säuger, bei den innerlich hohlen Verdickungen an unserem Schädel etc. s. S. 364].

[1]) Also sogar bei reiner directer Druckeinwirkung entsteht auf secundäre Weise Beanspruchung auf Zug. Es ist daher schon aus diesem Grunde nicht zutreffend, dass neuerdings von Zschokke die Ansicht vertreten wird, es fände im Innern der Knochen „nur Druck" statt. Richtig ist dagegen, dass bisher vielfach die Wirkung der Muskelspannung auf die Knochen (s. S. 120 u. 294) nicht genügend gewürdigt worden ist gegenüber der Wirkung der blossen Belastung, und dass durch den Muskeltonus und noch mehr durch die Action der Muskeln an vielen Stellen Druck entsteht, wo in Folge der reinen Belastung Zug stattfinden würde. Da aber die Druckaufnahme- resp. Abgabeflächen bei diesen wechselnden Beanspruchungen wenigstens an den Gelenkenden immer dieselben sind, so genügt auch dieselbe Structur, für diese mehr ihrer Art (Zug oder Druck), weniger in ihren Richtungen verschiedenen Beanspruchungen. Denn einiges Nachdenken

Digitized by Google

wiederum auf zwei rechtwinkelig zu einander gelegene Richtungen zerfällen. Wenn in diesen zwei Richtungen genügend Widerstand geleistet wird, so wird jede Insubstantiirung in den anderen Richtungen überflüssig sein. Es sind also die in der Druckrichtung gelegenen Hauptstäbe noch durch rechtwinkelig zu ihnen und untereinander angeordnete, je nach dem Materiale ein Halb [**133**] bis ein Drittel so starke[1]), Querstäbe untereinander in Verbindung zu setzen; dann haben wir eine trajectorielle, eine statische Construction, welche geeignet ist, mit dem aufgewendeten Materiale das Maximum an Druckfestigkeit zu leisten. Soll mit dem Minimum an Material eine bestimmte Widerstandsgrösse hervorgebracht werden, so ist dieselbe Art der Construction, aber natürlich auf Grund genauer Berechnung der nöthigen Balkenstärke auszuführen. Eine derartige *statistische Structur* schmiegt sich also der Function auf das vollkommenste an, und gehört damit unter den allgemeineren Begriff der *functionellen Structur*, von welcher es im Organismus ausser den statischen Structuren der statisch fungirenden Organe, der Knochen (s. S. 764), Knorpel und der bindegewebigen Organe, noch verschiedene dynamische Formen der dynamisch fungirenden Organe, der Muskeln, (s. S. 178 u. f., 357–371, Nr. 10 u. 11) Drüsen etc. giebt; wohl Grund genug eine besondere Bezeichnung dafür einzuführen.

2. Reine Zugconstruction.

Wird der Würfel, statt gedrückt, von zwei aufgeklebten, mit Haken versehenen Platten auseinander gezogen, so wird er nicht blos in der Zugrichtung länger, sondern zugleich auch dünner. Er braucht also,

belehrt uns, dass Druck- und Zugconstruction bei geich gestalteten Körpern und gleichen Einwirkungsflächen identisch sind, wie dies nachstehend für den einfachsten Fall schon dargelegt war.

Beim zweibeinigen geraden Stehen überwiegt zweifellos, trotz der Spannung der Glutaei, in den äusseren Balkenzügen des Schenkelhalses noch die durch die Belastung des gebogenen Femur von seinem oberen Ende aus hervorgebrachte Zugspannung über den von den genannten Muskeln ausgeübten Druck. Dagegen kann dies wohl nicht mehr der Fall sein beim Stehen auf einem Bein, da dann die Glutaei medius und minimus so hoch gespannt sind, dass sie das Umbiegen im Hüftgelenk nach innen verhindern.]

[1]) Vgl. W. Thomson und P. G. Tait, Handbuch der theoretischen Physik. Deutsch von Helmholtz und Wertheim. Bd. II, S. 212.

Digitized by Google

wenn er nicht solid ist, im Innern sowohl für den primären Zug, als auch für den an Grösse $^1/_3$ bis $^1/_2$ des ersteren betragenden secundären Druck besondere Balken in den Richtungen stärkster Beanspruchung, welche hier aus den gleichen Gründen dieselben sind als bei der Inanspruchnahme auf reinen Druck.

Die Abscheerungsconstruction können wir in Beschränkung auf unseren speciellen Zweck hier übergehen[1]), da in genügend starken trajectoriellen Druck- und Zugconstructionen keine wesentliche Scheerung mehr stattfinden kann, [weil die Abscheerung schwächer ist].

Aus diesen drei Grundarten: Druck, Zug und Scheerung sind auch die übrigen Arten möglicher Beanspruchung: die Biegung und die Torsion[2]) zusammengesetzt. Uns geht hier blos die Biegungsbeanspruchung näher an.

3. Ableitung einer reinen *Biegungsconstruction.*

Um eine erste Uebersicht über die complicirten Vorgänge im Innern eines gebogenen Balkens zu gewinnen, ziehe man auf die schmalen Seitenflächen eines paralellepipedischen Stückes Zeichnengummi in gleichen Abständen quergestellte also zugleich einander parallele Linien und eine in der Mitte befindliche längsverlaufende Linie. Biegt man dann das Gummi über eine der beiden grossen Flächen, so convergiren jetzt die vorher parallelen Linien der mitgebogenen Seitenfläche nach der Concavität hin, sie selber sind aber gerade geblieben. Zugleich ist zu bemerken, dass in der jetzt gebogenen, der [**134**] Längskante parallelen, Mittellinie der Seitenfläche (der *„neutralen Axe"*) die

[1]) Die Principien derselben sind zum Theil S. 516 u. f. angedeutet.

[2]) Unter Verwendung der oben S. 673 mitgetheilten eigenen Methoden, sowie auch des S. 675 erwähnten Principes von E. Winkler habe ich auch für Torsion die Trajectorien ermittelt; letzteren Falles, indem ich in die Oberfläche eines Gummimodelles des zu torquirenden Gegenstandes mit einem Korkbohrer lauter gleich grosse, sich tangirende Kreise einschnitt. Beim Torquiren stellen dann die grossen und kleinen Axen der entstehenden Ellipsen wiederum die Zug- und Drucktrajectorien dar; und ich fand, dass bei einem torquirten Cylinder die Zug- und Drucktrajectorien der Oberfläche bei geringer Deformation unter 45° zur Längsaxe verlaufen. Bei starker Deformation halbiren dem entsprechend die Zugtrajectorien der Oberfläche den Winkel zwischen den quer zum Cylinder verlaufenden und den früher der Axe parallelen Linien der Oberfläche; die Drucktrajectorien stehen natürlich wie immer rechtwinkelig dazu.

Digitized by Google

quergestellten Linien sich noch in dem gleichen Abstande wie vorher erhalten haben, während sie gegen die Concavität hin sich einander immer mehr nähern, gegen die Convexität sich immer mehr von einander entfernen. Da der Widerstand eines Körpers innerhalb seiner Elasticitätsgrenze der Deformationsgrösse proportional ist, so folgt aus dem geraden Verlauf und, von der neutralen Axe aus gerechnet, aus der Convergenz resp. Divergenz derselben, dass auf der concaven Seite Druck, auf der convexen Seite Zug stattfindet, und dass beide Beanspruchungen mit dem Abstande von der Mittellinie proportional an Intensität zunehmen, während in Richtung dieser Linie selber keine Zug- oder Druckbeanspruchung ausgeübt wird. [Dagegen ist die neutrale Axe, resp. die ganze ihr entsprechende Fläche die Stelle stärkster Schubspannung, welche letztere von da aus gegen die Zug- und Druckoberfläche allmählich bis auf Null abnimmt. Der Verlauf der Abscheerungstrajectorien erfolgt unter Winkeln von 45° zu den Druck- und Zugcurven.] Wir sehen also, dass bei der Biegung das Material jedes Querschnittes in sehr ungleichem Maasse auf Zug oder Druck in Anspruch genommen wird, und dass es daher sehr unzweckmässig wäre, einen auf Biegung zu beanspruchenden Balken massiv zu machen, da vorzugsweise die äusseren Schichten die Widerstandsfähigkeit bedingen.

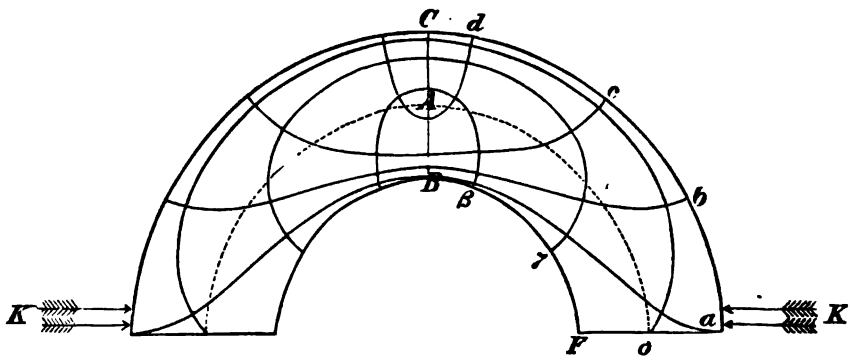


Fig. 5.

Vergleicht man weiterhin den Grad der Convergenz unserer Linien längs des ganzen Gummistückes, so sieht man, dass auch hierin Ungleichheit besteht, indem die Convergenz an den Enden des Stückes

Digitized by Google

am geringsten ist und von beiden Seiten her nach der Mitte immer mehr zunimmt.

Also wäre es auch in dieser Hinsicht unzweckmässig, einen auf Biegung beanspruchten Balken solid und in seiner ganzen Länge gleich hoch zu machen.

So haben wir eine erste Vorstellung von der Mannigfaltigkeit an Spannungsungleichheiten gewonnen, welche in einem rein auf Biegungswiderstand in Anspruch genommenen Gebilde sich finden. Diese Vorstellung ist nun bis zu einem Einblick in den nothwendigen Verlauf der Trajectorien aufzuklären und zu vervollständigen, was ohne graphische Statik, blos durch Beobachtung und Erläuterung nur in sehr allgemeinen Umrissen möglich ist.

[**135**] Nehmen wir hierzu den denkbar einfachsten Fall der Entstehung einer reinen Biegungsbeanspruchung: einen im Halbkreisbogen ausgeschnittenen, also mit seinen beiden Enden parallel auslaufenden Gummibalken, Fig. 5, welcher durch zwei einander gleiche und entgegengesetzt gerichtete, rechtwinkelig an den Enden des Balkens angreifende Kräfte K, K, gebogen werde.

Die speciellen Vorgänge an der Angriffsstelle selbst übergehen wir[1]), obschon sie sehr interessant und durch unsere oben (S. 673 u. f.) mitgetheilte Methode gut demonstrirbar sind, da sie nicht den Verhältnissen an unserem Knochenpräparate entsprechen können.

[1]) Diese Unterlassung hat sich als nachtheilig erwiesen, insofern einige Autoren diese Verhältnisse verkannt haben (s. S. 719). An dieser Stelle der directen Einwirkungen ist bei etwas deformirendem Drucke die innere Deformation am stärksten, so dass wirkliche Verschiebung der Theile gegeneinander nach allen Richtungen eintritt (was im Knochen rundlich-maschige Spongiosa nöthig macht, s. S. 705, 709). Besonders aber wechseln an dieser Stelle die Richtungen der Beanspruchung bei jeder neuen Beanspruchung etwas; und dieser Wechsel ist noch stärker, wenn die Oberfläche mit weichem Materiale z. B. Knorpel überzogen ist, wie es bei unseren Scelettheilen an den Gelenkenden und auch an den Enden der jugendlichen Diaphysen der Fall ist, weshalb wiederum, auch wenn keine wirkliche Deformation stattfindet, entsprechend rundliche Spongiosa nöthig wird. An den Gelenkenden ist der Wechsel der Druckrichtung, trotz des leichten Gleitens, in Folge der wechselnden Einstellung der Pfanne auf dem Gelenkknopf am grössten und bedingt so runde Maschen unmittelbar unter der dünnen Lage der Compacta, welche vom Gelenkknorpel bekleidet ist. (Ueber die Weite der Maschen siehe S. 710 Anm.) Diese rundlichen Maschen sind von den bezüglichen Autoren als im Widerspruch stehend mit der „statischen" Structur aufgefasst worden.]

Digitized by Google

Der beiderseits rechtwinkelig angreifende Druck wird sich gegen die Stelle grössten Widerstandes, also auch grösster Spannung, nach *B* hin fortpflanzen und daselbst von beiden Seiten aufeinander treffend sich das Gleichgewicht halten. Dies letztere bedingt, dass diese Druckkräfte beim Zusammentreffen, indem sie sich aufheben, vollkommen entgegengesetzte Richtungen annehmen, denn bei jeder kleinsten Abweichung davon würde eine resultirende Richtung hervorgehen, nach welcher der Balken im Ganzen hinbewegt wurde, ein Vorgang, für welchen bei unseren an gleichen Hebelarmen angreifenden, gleichgrossen und entgegengesetzt gerichteten Kräften die Bedingungen fehlen. Infolge der angenommenen rechtwinkeligen Druckübertragung müssen nach dem oben Dargelegten die Drucktrajectorien an der Angriffsstelle rechtwinkelig zur Oberfläche beginnen und ausserdem müssen sie, wie wir eben sahen, rechtwinkelig zur Symmetrieebene *BC* endigen; sie müssen ferner eine stetige, allmähliche Uebergangsbiegung vollziehen, da nach dem Gesetze des kleinsten Zwanges jeder Umweg sowohl wie jede plötzliche Knickung vermieden wird. — Wohl aber können, da die Trajectorien nicht blos Verbindungslinien der peripherstен mit den mittleren Theilen sind, die Spannungen der da zwischen liegenden Theile den Verlauf in scheinbar abweichende, später zu erörternde Bahnen lenken, welche aber gleichwohl unter den obwaltenden Verhältnissen, den zuletzt erwähnten Bedingungen entsprechen. Als weitere Bestimmung kommt hinzu, dass die Druck-Trajectorien die neutrale Axe (in Fig. 5 punctirt dargestellt) stets unter einem Winkel von 45 Grad schneiden, indem diese Axe als die Mittellinie des Systemes die ganze Richtungsdifferenz der Enden jedes Trajectoriums halbirt, und zufolge der beiden erst erwähnten Richtungsbestimmungen, die Drucktrajectorien rechtwinkelig zu der ihr parallelen Oberfläche der Zugseite beginnen, um auf der Druckseite an der Stelle stärksten Widerstandes ihr parallel zu endigen. Diese drei Bestimmungen gelten, wie sich im Weiteren zeigen wird, nicht blos für die Drucktrajectorien der Druckaufnahmestelle, sondern für alle Drucktrajectorien und mutatis mutandis auch für die Zugtrajectorien [jedes „rein“ auf Bie-

Digitized by Google

gung beanspruchten Balkens von ganz dieser Beanspruchung entsprechender also „functioneller" Gestalt (s. S. 690)].

Suchen wir nun die relative Lage der von den einzelnen Puncten [**136**] des Balkens, z. B. von *a*, *b*, *c*, *d*, ausgehenden Drucktrajectorien zu einander zu bestimmen. Alle Puncte des Balkens werden bei seiner Biegung, wie man sich leicht vorstellen kann, wenn man die Biegung stark vollzogen denkt, der Stelle des grössten Druckwiderstandes, der Linie *AB* oder wenigstens einem Theile derselben, genähert; also müssen von allen Puncten Trajectorien gegen diese Linie hin gehen. Es ist selbstverständlich, dass in der Reihenfolge, in welcher diese Puncte von *a* nach *d* hin aufeinanderfolgen, auch ihre Trajectorien sich innerhalb *AB* ordnen, also sich nicht überkreuzen; schon nach dem Principe des kürzesten Weges. Ueber die relativen Entfernungen dieser so in gewisser Reihenfolge bei *BA* ankommenden Drucklinien von einander können wir einen Einblick erhalten, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass bei der Biegungsdeformation, wie Fig. 6 anschaulich macht, schon aus geometrischen Gründen bei *B* die grösste Näherung der Theile also auch der grösste Widerstand stattfinden muss. Alle Drucktrajectorien kommen bei *AB* zusammen und häufen sich natürlich proportional den Widerständen, werden sich also gegen die Oberfläche, gegen *B* hin dichter zusammendrängen, gegen *A* hin immer weiter von einander entfernen, wie dies Fig. 5 zeigt.

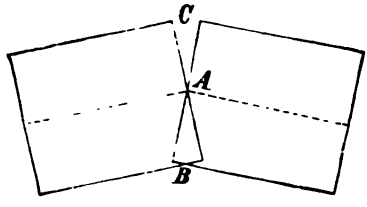


Fig. 6.

Bezüglich der Drucktrajectorien ist oben bereits dargethan, dass jeder Druck zugleich eine Dehnung hervorbringt, deren Richtung stärkster Beanspruchung rechtwinkelig zur Druckrichtung steht. Demnach hätten wir nur nöthig, in das Schema der Drucklinien das System rechtwinkelig dazu stehender Linien einzuzeichnen, um die Richtungen der Zugtractorien zu erhalten. Dies würde zwar zum richtigen Ziele führen, da die so gezogenen Linien die Beanspruch-

Digitized by Google

ungsgrösse in ihnen nicht mit ausdrücken, aber nur auf Grund einer für einen grossen Theil des Balkens falschen Vorstellung. Denn dies gilt nur bei reiner Druckwirkung; bei einem dagegen auf Biegung in Anspruch genommenen Gebilde, z. B. dem unseren der Fig. 5, ist nur ganz auf der Druckseite der Druck die primäre und daher zugleich stärkere Beanspruchung, und der Zug daselbst secundär bedingt. Im entgegengesetzten Theile ist umgekehrt der Zug die primäre und daher überwiegende Beanspruchung; während in einem Uebergangsgebiet beide Beanspruchungen direct erzeugt werden und sich einander an Grösse nähern oder gleichen.

Ebenso wie alle Theile des Balkens der Linie AB oder wenigstens einem Theile derselben genähert werden, so werden gleichzeitig auch alle Theile von der Linie AC oder wenigstens von einem Theile derselben entfernt, und es müssen daher Zugspannungen zwischen diesen von einander entfernten [**137**] Theilen vorhanden sein, welche alle gegen AC hin convergiren und sich aus dem gleichen Grunde wie auf der Druckseite gegen B, hier gleichfalls gegen die Oberfläche, also gegen C hin ansammeln und zugleich durch ihre entgegengesetzten Richtungen bei gleicher Grösse von beiden Hälften des Balkens her sich das Gleichgewicht halten. Da ferner Zug stets zugleich eine Näherung von Theilen erzeugt, welche in rechtwinkeliger Richtung zum Zug am grössten ist, so müssen die Drucktrajectorien an der hier convexen Zugseite, also im Gebiete des überwiegenden Zuges [bei functioneller Gestalt des Balkens] rechtwinkelig zur Oberfläche beginnen und in der Umgebung von AB diese Richtung bis fast in die Nähe der neutralen Axe beibehalten um dann rasch zu einer Neigung von 45° zu derselben umzubiegen.

Damit haben wir die Biegungstrajectorien, soweit es uns allein durch Ueberlegung möglich ist, in ihrem Verlaufe bestimmt. Das Wesentliche war, dass einerseits alle Theile des Balkens gegen AB hingedrängt werden, und dass dem entsprechende Drucklinien entstehen, welche an der convexen Seite unseres Modelles rechtwinkelig anfangen, die neutrale Axe unter 45° schneiden und in AB rechtwinkelig eintreffen, sodass sich die Spannungen beider Seiten in AB

Digitized by Google

das Gleichgewicht halten. Andererseits werden alle Puncte des Balkens von AC entfernt, wodurch Zugspannungen entstehen, die von allen Seiten nach AC convergiren und zugleich die Drucktrajectorien allenthalben rechtwinkelig schneiden. Beide Arten von Trajectorien häufen sich entsprechend der Zunahme der Beanspruchung am stärksten in der Symmetrieebene und in deren Nähe gegen die Oberfläche des Balkens hin dichter zusammen.

Hat nun ein in der beschriebenen Weise geformter und auf Biegung beanspruchter Balken, statt massiv zu sein, im Innern nur Bälkchen, welche aber in den geschilderten Richtungen verlaufen und sich zu entsprechenden continuirlichen Linien zusammen schliessen, so kann er bei geeigneter Anordnung, Zahl und Stärke dieser Bälkchen, ebenso tragfähig sein als der massive; und alle Theile desselben werden bei der Function gleich stark beansprucht. Zugleich entstehen keine besonderen Abscheerungstrajectorien, da allenthalben nur Beanspruchung auf axial gerichteten Zug und Druck in den Bälkchen stattfindet[1]).

---

[1]) Bei Biegungsbeanspruchung in einer bestimmten Ebene wird also die oberflächliche Substanz der „Biegungsseiten" am stärksten in Anspruch genommen, besonders im Mittelstück des Balkens, und die dadurch bedingten beiden „compacten" Druck- und Zuglagen werden durch innere Systeme von Druck- und Zugbälkchen gegeneinander befestigt, welche an den die Biegungseinwirkung aufnehmenden resp. fortpflanzenden Enden besonders stark entwickelt sind. Die beiden Seitenflächen (siehe S. 511) dagegen könnten offen sein und die Spongiosa zeigen; sofern nicht eine andere Ursache, wie Druck von Nachbarorganen, daselbst die Entstehung einer dünnen Lage von Stützmaterial veranlasst. So ist es, wie ich fand, bei dem Radius des Delphin, da dieser wesentlich in ein- und derselben Ebene auf Biegung in Anspruch genommen wird; er zeigt eine prachtvolle Biegungsconstruction des „geraden" Balkens, s. die Figur S. 727 Anm.

Wird aber ein Balken abwechselnd nach „verschiedenen" Richtungen auf Biegung in Anspruch genommen, so muss er gegen jede dieser Richtungen hin, also eventuell auf allen Seiten eine entsprechend dicke Lage von Compacta erhalten. Sobald aber letzteres der Fall ist, wird bei jeder Biegungsrichtung der die derzeitige „Seitenfläche" bildende Theil der compacten Rinde eine überflüssig feste Stütze der jeweiligen Zugseite gegen die Druckseite bilden; die innere Spongiosa ist also im ganzen Mittelstücke vollkommen entlastet und wird daher schwinden, sofern das Princip der Inactivitätsatrophie in irgend einer Weise thätig ist, wir erhalten eine Röhre. Rundliche Säulen, welche mehr als 6—8 mal so lang als dick sind, werden selbst bei der Hauptsache nach axial gerichtetem Druck in Folge ihrer Länge bereits in dieser Weise beansprucht und daher hohl construirt; dies ist

Digitized by Google

Zum Schluss ist noch eine Beziehung zwischen der inneren trajectoriellen Structur und der äusseren Gestalt zu erwähnen. Es wird dem Leser auffallen, dass blos auf der convexen Seite der Fig. 5 auf Seite 684 die Trajectorien parallel resp. rechtwinkelig zur Abgrenzungskante des Balkens stehen, während an der concaven Seite im Bereich des dreieckigen Theiles aFB die Trajectorien schräg endigen, und dass ausserdem dieser ganze Theil jeder Stütze nach B zu entbehrt, also bei der Biegung nur im Ganzen mitbewegt wird, ohne wesentlichen Biegungswiderstand zu leisten. Er stellt somit blos einen functionslosen Anhang dar und gehört nicht zu dem Balken, sofern man letzteren als ein den auf ihn wirkenden Kräften Widerstand leistendes Gebilde betrachtet. Dieser „functionell" begrenzte Balken endigt mit dem Trajectorium aB; es gilt also hier dasselbe [**138**] Gesetz, wie an der convexen Seite, dass das letzte Trajectorium des einen Systemes der Abgrenzungskante parallel ist, indem es selbst die Abgrenzung bildet und die Trajectorien des anderen Systemes rechtwinkelig von ihm entspringen. Die Oberfläche wird also in diesem Falle blos durch die letzte Lage der Trajectorien dargestellt, und nicht blos die Structur sondern auch die äussere Gestalt ist dann vollkommen durch die Function bestimmt: das Gebilde hat ausser der „functionellen Structur" (s. S. 763) auch eine **„functionelle Gestalt"** (s. S. 361, Anm. 1, S. 435, 462 u. 561).

Specielle Bedeutung der neuen Structur unseres Präparates.

Gehen wir nun zu unserem Präparate über, so hat dieses eine weit complicirtere Gestalt als das behandelte Schema der Fig. 5 auf Seite 684, wird aber gleichfalls der Hauptsache nach auf Biegung in Anspruch genommen.

In der Mitte der concaven Seite findet sich ein Vorsprung, ober- und unterhalb dessen daher dünnere Stellen vorhanden sind. Die

---

schon ein Grund, warum auch unsere entsprechenden, sogenannten „langen" Knochen hohl, *Röhrenknochen* sind (s. S. 363), wozu noch kommt, dass sie bei den beabsichtigten Functionen abwechselnd stark nach verschiedenen Seiten auf Biegung beansprucht werden.]

Digitized by Google

stärkste Biegung wird daher nicht in der Mitte sondern an einer dieser beiden Stellen und zwar an der schwächsten derselben eintreten. An ihr wird die Linie resp. Fläche liegen, welche wir vorhin in einfacheren Verhältnissen als Symmetrieebene bezeichnet haben, und in dieser der Mittelpunct der ganzen Construction, um welche sich alle Zug- und Druckbälkchen ordnen. Bei der Entscheidung darüber, welches die schwächste Stelle ist, kommt ausser der Dicke natürlich auch die Breite und Dichtigkeit der Knochen in Betracht; [**139**] danach liegt diese Stelle femoralwärts; am Gummimodell ist dasselbe nur durch Verschmälerung auf einer Seite erzeugt worden.

Der Verlauf der Balken im *ersten Structur-Typus* des Präparates, Fig. 8, hat dieselben Charaktere der Biegungsconstruction wie im Modell Fig. 9 und wesentlich dieselben wie in der ausführlich erläuterten Fig. 5 auf Seite 684, sodass kein Zweifel sein kann, dass der Structur-

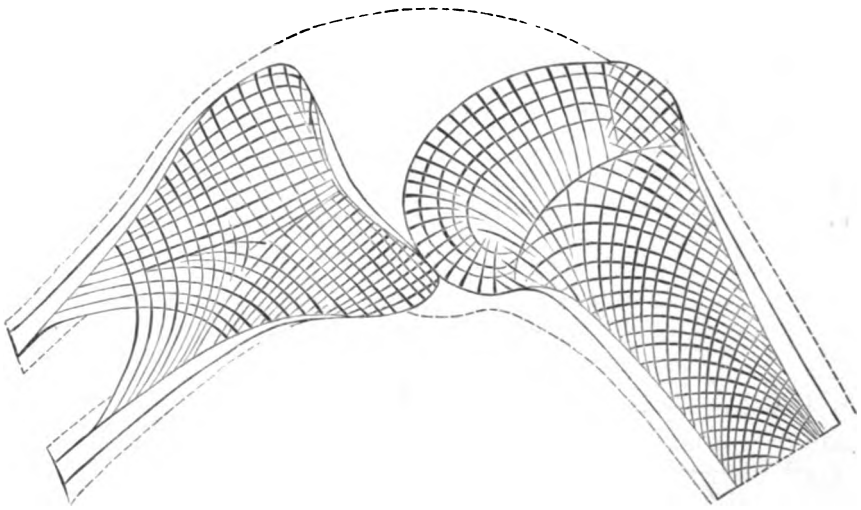


Fig. 7.

typus I, wie er sich unmittelbar unter der medialen „Oberfläche" der vereinigten Knochen findet, im Wesentlichen eine trajectorielle Biegungsconstruction vorstellt. Nur eine wesentliche Abweichung tritt in der Abbildung im Verlaufe der Bälkchen an der concaven Seite hervor. Die Druckbälkchen [**140**] schliessen sich nicht von beiden entgegengesetzten Seiten zu geschlossenen Bogen zusammen,

Digitized by Google

sondern von der Tibia her steigen die Bälkchen nach der hinteren Compacta des Femur aufwärts, was wohl daher rührt, dass noch ein besonders starker Druck von dieser Compacta her nach unten fortge-

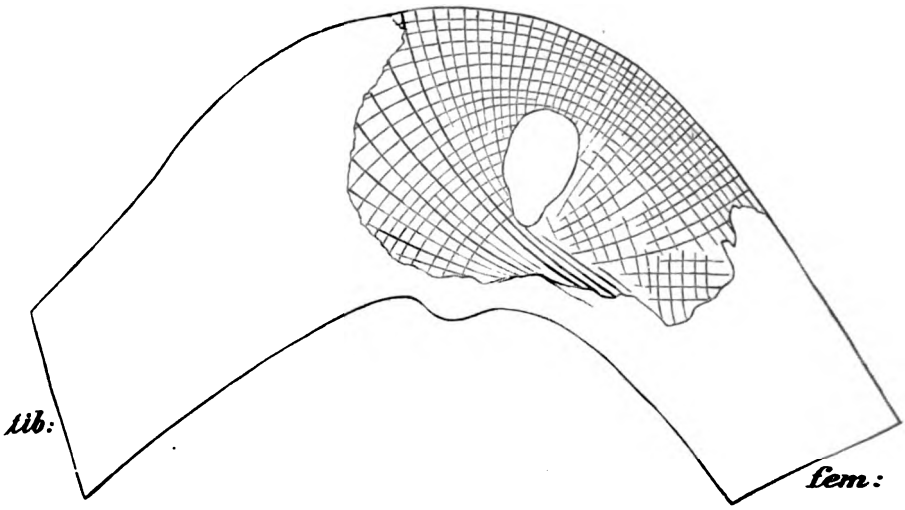


Fig. 8.

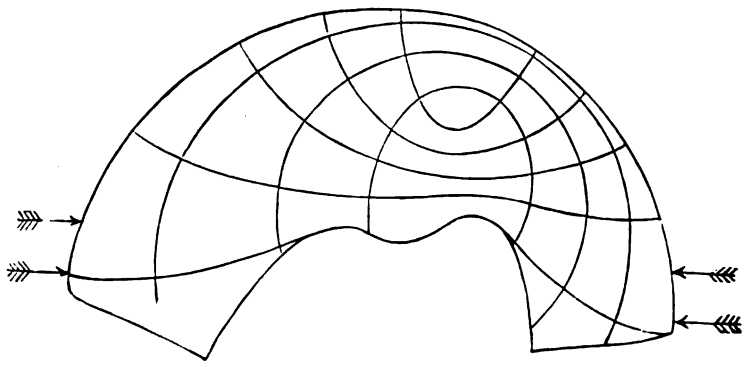


Fig. 9.

pflanzt wird, wie des Weiteren beim zweiten Typus erörtert werden wird. Zum grössten Theil rührt die Unmöglichkeit, die Bälkchenrichtungen in ihrem Zusammenlauf zu verfolgen, von der grossen Menge hier ausgebrochener oberflächlicher Substanz her. Hr. Prof. Köster,

Digitized by Google

welcher das Präparat vor zwölf Jahren in vollkommnerem Zustande gesehen und auch von dieser Seite her abgezeichnet hat, hat ganz deutlich die die Bogen schliessenden Bälkchen noch dargestellt und theilt mir auf Anfrage freundlichst mit, sich zwar nicht mehr zu erinnern, ob wirklich diese Schlussbogen vorhanden waren; wohl aber entsinnt er sich, die Skizze seiner Zeit ganz objectiv und noch ohne jede Reflexion über die eventuelle Bedeutung der Structur entworfen zu haben. Diese werthvolle Zeichnung ist hier nicht reproducirt, weil sie in der spe-

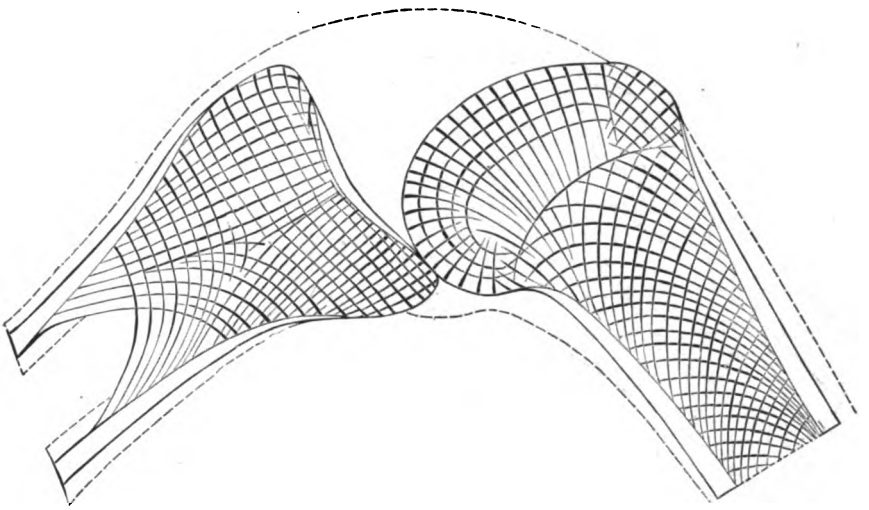


Fig. 10.

ciellen Linienführung eine Anzahl, im Sinne des Zeichners kleiner aber für die mathematische Natur der Verhältnisse schon erheblicher Abweichungen enthält. Wir dürfen aber auf Grund dieser Abbildungen annehmen, dass die mehr oberflächliche Schicht in der That die von beiden Seiten her sich zusammen schliessenden Druckbogen besessen hat; womit die Uebereinstimmung der neu entstandenen Structur mit einer functionellen Biegungsconstruction eine vollkommene geworden ist.

[**141**] Leichter verständlich ist der *zweite Structurtypus* (s. Fig. 11 S. 694). Ich ahmte die ihn nach meiner Meinung bedingenden Verhält-

Digitized by Google

nisse nach, indem ich die Gummiplattte, nachdem sie für sich als Modell zu Typus I gedient hatte, wie Fig. 12 zeigt, von den Seiten her ausschnitt und an beiden Enden zwischen je zwei, die Compactae repräsentirende, seitlich gleichfalls ausgeschnittene Holzplatten brachte und durch Leim befestigte. Denken [**142**] wir uns dieses so entstandene Modell, Fig. 12, von beiden Enden her zusammengebogen, so wird auch hier wie bei reiner Biegung an der concaven Seite Druck, an der convexen Seite Zug entstehen. Der Druck aber wird nur durch die Balken *BB*, der Zug durch die Balken *CC* ausgeübt; und da die

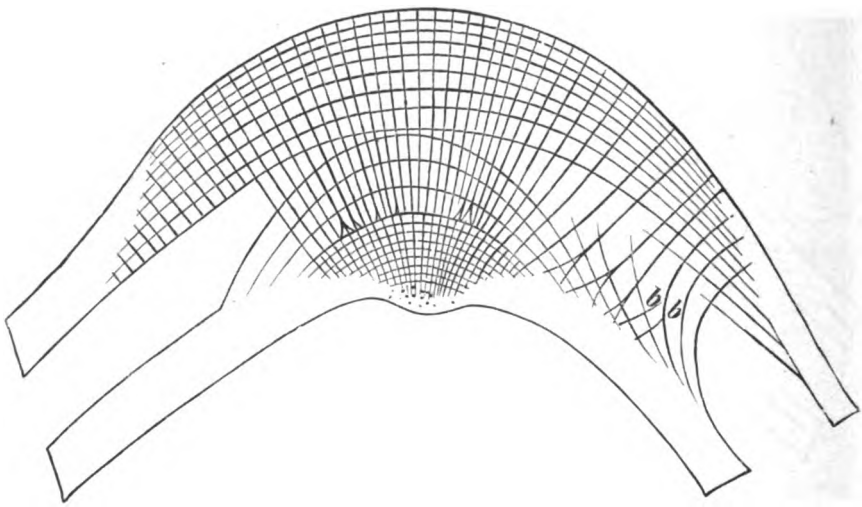


Fig. 11.

Angriffspuncte dieser beiden Arten von Beanspruchung an das gemeinsame Verbindungsstück relativ weit von einander liegen, so kann sich jedes von beiden Beanspruchungssystemen bis zu einem gewissen Grade selbstständig entwickeln. Von den Angriffsstellen des Zuges werden Zugtrajectorien ausgehen, welche die beiden Stellen mit einander verbinden und eventuell gegen die Mitte etwas divergiren.

Von jedem Druckende dagegen werden radiär nach allen Seiten Drucklinien ausgehen und in der Symmetrieebene, wo sie von beiden Seiten her zusammenstossen, sich gegeneinander richten, sodass sie

Digitized by Google

allerorts die Symmetrieebene rechtwinkelig treffen, ebenso wie bei reiner Biegung. Man kann sich den Verlaufstypus solcher Trajectorien

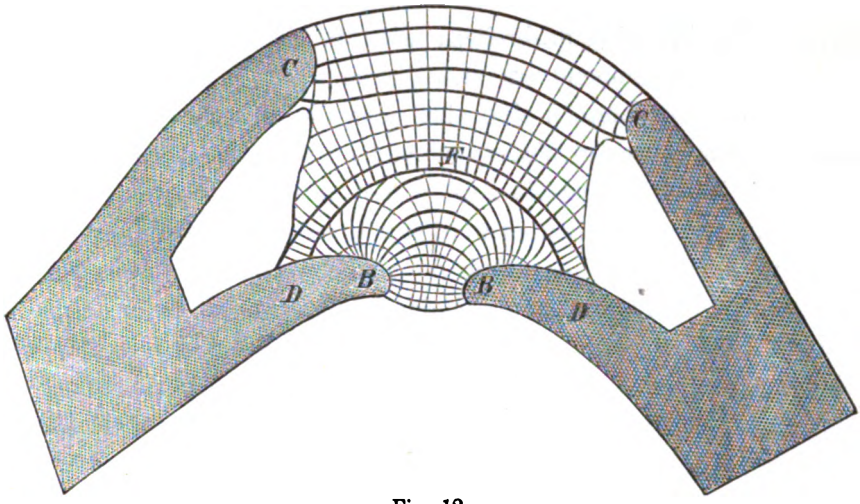


Fig. 12.

leicht vollkommen rein zur Anschauung bringen, wenn man einen in oben (S. 673) angegebener Weise mit Paraffin bestrichenen Gummi-

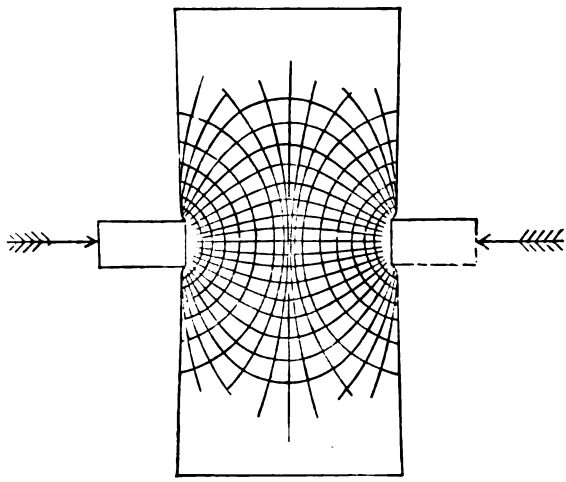


Fig. 13.

balken gleichzeitig von gegenüberliegenden circumscripten Stellen eindrückt; da erhält man die in Fig. 13 abgebildeten Curven. Haben die pressenden Kräfte nicht wie hier vollkommen entgegengesetzte Rich-

Digitized by Google

tung, sondern stehen sie etwas schräg [**143**] gegeneinander, so werden auch die Drucktrajectorien nicht mehr beiderseits von der Vereinigungslinie gleich, sondern mehr nach der Richtung der Convergenz der Druckkräfte hin sich ausbreiten, wie Modell Fig. 12 und Präparat Fig. 11 übereinstimmend erkennen lassen.

Genauer genommen sind aber doch die beiden Arten von Beanspruchung in gewisser Weise aneinander gebunden, da die Schenkel *B* und *C* jederseits nur die Ausläufer desselben Ganzen sind und daher nur gemeinsam bewegt werden können, eine Verbindung, welche bei den Schenkelknochen durch die seitliche Compacta zwischen der vorderen und hinteren Compacta dargestellt wird. Je mehr das ganze Gebilde gebogen wird, um so mehr wird in Folge dessen die Verbindungslinie der Enden der Zugstangen *CC* der Verbindungslinie der Enden der Druckbalken *BB* genähert werden, wodurch ein Druck dieser beiden Beanspruchungssphären gegeneinander entsteht. Indem sich die Drucksphäre schon an sich gegen die Zugsphäre vorwölbt und sich ihr nun auch noch im Ganzen nähert, wird die durch den Zug intendirte Abplattung der Zugsphäre verhindert und im Gegentheil eine Verwölbung nach dieser Richtung hin bewirkt, wenn sie noch nicht vorhanden war. Aber indem die Zugsphäre dabei Widerstand leistet, wird umgekehrt die vorgewölbte Drucksphäre ihrerseits eine entsprechende Abplattung erfahren. Zwischen beiden Sphären findet also Druck statt, welcher natürlich auf dem kürzesten Wege zwischen beiden Sphären am stärksten ist, also in so viel als möglich rechtwinkelig zu beiden Systemen stehenden radiären Richtungen sich von der concaven nach der convexen Seite fortpflanzt.

Soll nun ein in gleicher Weise geformtes und beanspruchtes Gebilde den Widerstand mit einem Minimum von Material (s. S. 681) leisten, so müssen in den Zugrichtungen auf der convexen Seite und in den Druckrichtungen concaverseits der gegebenen Ableitung entsprechend gerichtete und continuirlich in einander sich fortsetzende Bälkchen angebracht werden und nach den früheren Erörterungen jederseits zugleich durch rechtwinkelig dazu stehende schwächere Bälkchen untereinander verbunden werden.

Eine derartige Vereinigungsweise durch nur zwei Systeme würde

Digitized by Google

schon einen gewissen Widerstand gegen Biegung zu leisten vermögen, welcher aber um so geringer wäre, je geneigter die beiden vereinigten Theile zu einander stehen; denn um so grösser ist bei gleichem Grade der Biegung, um z. B. einen Winkelgrad, die Näherung der Zugzone gegen die Druckzone; dies deshalb, weil der Abstand beider aus geometrischen Gründen mit der Differenz der Sinus der halben Neigungswinkel beider Schenkel zu einander abnimmt. Es muss zu grösserem Widerstande noch ein drittes „System" als Stützsystem der beiden anderen Systeme gegeneinander zwischen dieselben eingefügt werden, um diese beiden in constanten Abständen zu erhalten. Noch nöthiger wäre dies dritte System, wenn die Druckbalken *B* und die Zugbalken *C* nicht als sehr fest gegen [144] einander anzusehen wären; dann würde derselbe Fall eintreten wie bei Biegung einer Gummi- oder einer dünnen Blechröhre; d. h. die vordere und die hintere Wand würden sich auf grössere Strecken einander nähern; und um Widerstand zu leisten, müsste das Gebilde eine weit heraufreichende vollkommene Biegungsconstruction in sich bergen, welche derjenigen von Typus I ähnlich wäre. Hier aber ist gerade das Charakteristische und die Eigenthümlichkeit der Structur Bedingende, dass zwei Röhren aus dicker Compacta mit einander verbunden sind, in Folge dessen fast nur an ihrer schwächeren Vereinigungsstelle durchgehende Biegungsbeanspruchung entsteht, während von weiter entfernt davon gelegenen Stellen kein Biegungsdruck nach der Vereinigungsstelle sich fortpflanzen kann.

Noch ein die Structur beeinflussendes Moment ist zu erwähnen. Wenn das in der geschilderten Weise gestaltete Gebilde gebogen wird, so nähern sich die Druckarme *DB* nicht nur in Folge des in der Richtung *DB* wirkenden Druckes einander, sondern ausserdem durch Drehung um *BB*. Dadurch werden die Anfänge *D* der Arme *DB* einander genähert und zugleich von der Symmetrieebene bei *F* entfernt. Dieser Entfernung wird zu grösserer Haltbarkeit durch besondere Balkenzüge *DF* Widerstand zu leisten sein.

Vergleichen wir nun die so in ihrer Bedeutung erkannte Structur auf dem Gummimodell mit dem Structurschema des Präparatschnittes Fig. 11, so ergiebt sich eine vollkommene Uebereinstimmung

Digitized by Google

in allen wesentlichen Zügen, abgesehen davon, dass das Drucksystem die rückwärts umgebogenen Trajectorien des Modells nicht erkennen lässt, was von quantitativ anderer Vertheilung der Beanspruchung herrührt, und dass im Femur aufwärts noch einige Reste der alten normalen Structur sichtbar werden, welche aber in ihrer Richtung schon etwas im Sinne des neuen Stützsystemes umgearbeitet sind und durch die Stützen *bb* noch mehr zu der neuen Function befähigt werden.

Vergleicht man nun noch zu eingehenderem Verständniss beider erörterter Structurtypen diese selbst miteinander, so wird eine grosse Aehnlichkeit nicht übersehen werden können, entsprechend der gleichen Hauptfunction, der sie zu dienen haben. Die Unterschiede ergeben sich daraus, dass beim zweiten Typus von den Seiten her nur relativ wenig Druck einwirken konnte, weshalb jetzt nur von Einer Stelle jederseits herkommende Druckbeanspruchung sich in dem ganzen anliegenden Gebiete ausbreiten und daher radiär divergirende Drucklinien bilden konnte; während bei den vollständigen Balken durch die von allen Seiten her convergirenden Druck- [**145**] linien eine solche Ausbreitung unmöglich gemacht wird. Mit den Seitentheilen fehlt ausser den seitlichen Drucklinien natürlich auch die seitliche Fortsetzung der Zugtrajectorien. Das im zweiten Typus besonders unterschiedene dritte System, das „Stützsystem" gehört eigentlich zu dem Drucksystem und ist nur durch die seitlichen Defecte von ihm getrennt und so mit einer gewissen Selbstständigkeit ausgestattet worden. Dass die Balken desselben sich nicht, wie in Fig. 9 bei reiner Biegung, von beiden Seiten her im geschlossenen Bogen vereinigen, ist vielleicht durch die Vorwölbung des Drucksystemes bedingt. An dem Gummimodell ist in dieser Sphäre mannigfacher Beanspruchung keine deutliche Structur erkennbar gewesen; da aber die Trajectorien des Stützsystemes nicht frei endigen können, so sind sie in der Fig. 11 bis auf das Drucksystem verlängert und zum Ausdruck des zweifelhaften Verlaufes zum Theil gabelig getheilt.

Der Mittelpunct der Construction des zweiten Typus liegt in einer Linie, welche von dem hinteren Vorsprung in der mittleren Richtung des Stützsystemes gezogen wird; während, wie erwähnt, der Mittelpunct der Construction des ersten Typus beträchtlich höher gelegen ist. Dieser

Digitized by Google

Widerspruch, dass dasselbe Gebilde sich um zwei verschiedene Puncte am stärksten biegen soll, löst sich dadurch, dass je nach der Variation der Richtung der biegenden Kräfte nach aussen oder innen bei einem Gebilde von so complicirtem Querschnitt die Stelle stärkster Biegung etwas wechseln kann. Die Prädisposition zu einer so ungleichen Beanspruchung ist schon durch die, wie erwähnt, nach einwärts gerichtete Stellung der Tibia zum Oberschenkel gegeben.

Der *dritte Typus* ist sehr einfach (siehe Fig. 4 auf Seite 671). Da an der Stelle, wo diese Construction sich findet, die beiden Knochen hinten nicht mit einander durch Knochensubstanz vereinigt worden sind (siehe S. 750), so fehlt hier natürlich auch der Druckwiderstand für die Biegung; und damit würde die Biegungsfestigkeit überhaupt fehlen, sofern nicht das Druckpolster von Typus II mit als Stütze diente, was nur auf Querschnitten, die uns aber nicht zur Verfügung stehen, einen deutlich erkennbaren structurellen Ausdruck finden kann. Das Zugsystem, welches an der Convexität beide Knochen auch in diesem Durchschnitte verbindet, ist nach dem früher Dargelegten jetzt ohne weiteres verständlich. Gegen die Tendenz der Näherung dieses die vordere Wandung bildenden Systemes an die hintere Wandung sind quergestellte Balken nöthig, um die Näherung zu verhindern. Da aber die beiden hinteren Compactae hier frei endigen, ohne wie in Typus II durch ein Drucklager verbunden zu sein, so wird die Tendenz dieser Näherung mit der gleichzeitigen Tendenz zur Näherung gegen die vordere Wandung Resultanten ergeben, die im Femur abwärts, in der Tibia aufwärts und zugleich gegen das Zugsystem gerichtet sind, um schliesslich wie immer dasselbe rechtwinkelig zu durchsetzen. Im Femur bildet sich dabei, wie man aus Vergleichung der [**146**] Fig. 4 S. 671 mit Fig. 7 auf S. 691 sieht, wesentlich dieselbe Structur neu, wie sie normaler Weise schon im Femur weiter aufwärts vorhanden ist. In der Tibia dagegen ist diese ganze Structur neu, indem sie in dem Grade der Krümmung ihrer Bälkchenzüge wesentlich von der an der äusseren Grenze des inneren Condylus sich findenden normalen Structur abweicht. Fig. 7 kann für diesen Vergleich nicht verwendet werden, weil die Structur der Tibia an dieser lateralen Stelle schon wesentlich anders ist als in einem Schnitte durch die

Digitized by Google

Mitte der Pfanne des inneren Condylus, welchen diese Abbildung darstellt.

An einer Stelle des Präparates ist hinten eine noch von dem ostitischen Process übrige schmale Brücke zwischen den Compactae beider Knochen vorhanden, welche aber zu weit vorn liegt, um die viel weiter hinten gelegene und daher zuerst beanspruchte Drucksubstanz des zweiten Typus unterstützen zu können. Deshalb ist sie auch nicht weiter ausgebildet worden.

Die Zugbalken bilden in allen drei Typen eine gemeinsame, ziemlich parallelfaserige Masse, deren Vorhandensein und überaus kräftige Ausbildung darauf hinweisen, dass nicht mehr wie beim normalen Gelenk ein besonderes, den Zugwiderstand leistendes, „ausserhalb" der Knochen liegendes Organ vorhanden gewesen ist, dass also der Quadriceps mit seiner Sehne und dem Lig. patellare zu dieser Function durchaus insufficient waren, soweit sie überhaupt noch existirten.

Dieser Ersatz führt uns die wichtige *normale Function* derselben und zugleich *der Kniescheibe* lebhaft vor Augen; letztere, indem sie normal das leistet, was hier in Typus II von dem besonderen „Stützsysteme" versehen wird, ohne welches ja auch eine gewisse, aber geringere Festigkeit in der Stellung möglich wäre. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber natürlich darin, dass Quadriceps, Lig. patellare und Patella die gleiche Festigkeit in „verschiedenen" Stellungen, diese Bälkchensysteme aber starke Festigkeit nur in Einer Stellung beider Knochen zu einander ermöglichen.

Was nun an unserem Präparate die *Beziehung zwischen Structur und äusserer Gestalt* angeht, so ist solche am ersten Typus (Fig. 8 S. 691) nicht sicher zu beurtheilen, da hier die Structur nicht bis an den Rand des Präparates freigelegt ist; wenn wir aber das vorhandene Structurbild nach seinem Typus bis an den Rand ergänzen, so ist zu schliessen, dass eine Uebereinstimmung beider in der Art vorhanden ist, wie wir sie vorn, S. 690 als das Characteristicum der *„functionellen Gestalt"* bezeichnet haben. Noch deutlicher zeigt sich dies im Typus II (Fig 11 S. 694), wo auf beiden Seiten in der daselbst neugebildeten Substanz das letzte trajec-

Digitized by Google

torielle Bälkchen „parallel" dem Grenzcontour verläuft, indem es ihn selbst darstellt, während die Bälkchen des anderen Systemes „rechtwinkelig" dazu anheben. Auf dem Schnitte des Typus III (Fig. 4 S. 671) zeigen sich dagegen noch einige nicht zu dem Bereich der functionellen Structur gehörende also überflüssige Anhänge. Ist hier also noch ein über- [147] flüssiger Rest, wohl entzündlicher Abkunft vorhanden, so sehen wir aber gleich wie in den beiden anderen Typen auch in diesem Typus im Bereich der unter Einwirkung der Function neugebildeten Systeme vollkommene Harmonie zwischen Gestalt und Structur.

In Anknüpfung an die hier beregte Frage der „functionellen Gestalt" sei noch hinzugefügt, dass es ein allgemeines, wohl von Vielen schon geahntes[1]), aber noch nicht formulirtes Gesetz ist, dass *die normalen Knochen des Erwachsenen zugleich mit ihrer functionellen Structur auch eine functionelle Gestalt haben,* NB. aller Orten, wo nicht äussere Einwirkungen ihnen eine fremde Gestalt aufzwingen (s. S. 736 u. 759). Dies drückt darin aus, dass die Oberfläche des Knochens die Selbstbegrenzung seiner durch die Function bedingten Structur darstellt, also allenthalben den oberflächlichsten Structurtheilen des Hauptsystemes jeder Stelle parallel und damit zugleich „rechtwinkelig" zu dem System der secundären Beanspruchung verläuft, sodass also nichts der Function Fremdes solchem normalen Knochen angefügt ist[2]) (s. S. 721 Anm.).

Mit diesem Gesetz der „functionellen Gestalt" im Verein mit dem der „functionellen Structur" ist erst die vorhandene Zweckmässigkeit unserer Knochen vollkommen bezeichnet; und die alte Gewohnheit, aus der Gestalt der Knochen auf ihre Function zu schliessen, hat so nachträglich ihre wissenschaftliche Begründung erfahren. Sind aber äussere, die Gestaltung

1) Dies ist wohl zuerst von Julius Wolff geschehen; siehe Virchow's Arch. 1870, Bd. 50, S. 419.

2) Ueber den Begriff der „Function" des Knochens s. Seite 736, 720 Anm. und Seite 759.

Digitized by Google

(Ludwig Fick), nicht aber die Function beeinflussende und somit die „functionelle Selbstgestaltung" hemmende Kräfte thätig, so giebt sich das mechanische Bestreben zur functionellen Gestaltung noch deutlich dadurch zu erkennen, dass die Abweichung von solcher Gestaltung möglichst gering ist, was ich anderen Ortes des Genaueren nachweisen werde.

Nehmen wir nun zum Schlusse noch eine „analytische" Betrachtung des in unserem Präparate als directe Anpassung an neue Verhältnisse morphologisch Geleisteten vor, um zu erkennen, ob, wenn auch sehr vollkommene trajectorielle Structuren neu entstanden sind, dies auch unter Anwendung aller der Structurformen, welche normal bei ähnlicher Gelegenheit vorkommen, geschehen ist, oder ob vielleicht in Folge der Unmöglichkeit die eine oder die andere Form direct neu zu gestalten, andere weniger zweckmässige Typen zur Aushülfe herangezogen worden sind.

Einer solchen Betrachtung muss ein vollständiges analytisches Schema der überhaupt vorkommenden Structur-Formen der Knochen zu Grunde gelegt werden.

Vollständige Uebersicht der functionellen Structurformen der Knochen.

Die früheren Eintheilungen der Spongiosa konnten diesen Anspruch nicht erheben. Bichat[1]) unterscheidet nur Fasern und Blättchen, welche letzteren manchmal, wenn sie nahe bei einander liegen, Arten von Canälen bilden. Henle[2]) unterscheidet die spongiöse Substanz als zellige (cellulosa) und netzförmige (reticularis), je nachdem die Zwischenräume durch engere und weitere Oeffnungen mit einander communiciren, und lässt sie zusammengesetzt sein aus Bläschen und Plättchen. Hyrtl[3]) sondert die Spongiosa in drei Arten [**148**] in: „schwammige Substanz" aus Blättchen mit weiten Lücken, „zellige Substanz", wenn die Lücken zwischen den Bälkchen sehr

1) Xavier Bichat. Allgemeine Anatomie. Deutsch von Pfaff. 1803. Bd. II. S. 18.
2) J. Henle, Allgemeine Anatomie. 1840. S. 813.
3) Hyrtl, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1873. 12. Aufl. S. 194.

Digitized by Google

klein sind und „Netzsubstanz", wenn die Blättchen die Feinheit von „Knochenfasern" angenommen haben. Einen wesentlichen Schritt weiter that jüngst H. v. MEYER [1]), indem er an Stelle dieser rein formalen eine functionell begründete Eintheilung gab. Er unterscheidet zwei Formtypen:

a) Der rundmaschige Typus, welcher den rundlichen Knochen angehört, — geeignet, allseitigen Widerstand zu leisten.

b) Der Längslamellentypus, welcher der Diaphyse des Röhrenknochens angehört, — geeignet, einem in der Richtung der Axe des Knochens kommenden Drucke oder Zuge Widerstand zu leisten.

c) Eine Mittelform bei rundlichen Knochen, welche nur von zwei einander gegenüberliegenden Seiten Druck empfangen.

Dazu fügt v. MEYER noch bei rundlichen Knochen, welche mehrseitigen Druck empfangen, eine in der Mitte des Knochens gelegene grossmaschige intermediäre Spongiosa.

Auch dieses Schema gewährt indess noch keine vollständige Uebersicht über die functionell verschiedenen Formen der Spongiosa und die sie zusammensetzenden statischen Elementartheile. Von letzteren unterscheide ich drei Formen:

I. Statische Elementartheile der Knochenspongiosa, Elementa statica substantiae spongiosae osseae, oder Formen der Bausteine, welche die Spongiosa zusammensetzen.

1. Knochenröhrchen, *Tubuli ossei.* Für Beanspruchung in „einer" Hauptrichtung, nämlich in Richtung der Axe des Röhrchens, aber mit kleinen Abweichungen nach „allen" Seiten.

a) mit wenig durchbrochener Wandung. Tubuli completi; für grosse Festigkeit.

b) mit vielfach durchbrochener Wandung, Tubuli incompleti; für geringere Festigkeit.

[1]) H. v. MEYER, Zur genaueren Kenntniss der Substantia spongiosa der Knochen Stuttgart 1882.

Digitized by Google

2. Knochenplättchen, *Lamella staticae*, eben oder ein wenig gekrümmt. Das Beiwort „staticae" dient zur Unterscheidung von den microscopischen Knochenlamellen, (Haverischen Lamellen, Generallamellen). Dient zur Häufung des Widerstandes in den Richtungen einer Fläche.

[**149**] a) Im Verhältniss zur Länge schmale Plättchen, Lamellae tenues. Für Beanspruchung nur in einer Hauptrichtung (der Längsrichtung), aber mit geringen Variationen der Beanspruchungsrichtung in der Ebene des Plättchens, und für geringe Verstärkung des Widerstandes in diesen Längsrichtungen.

b) Breite Plättchen, Lamellae latae, welche sich häufig zu grösseren Knochenplatten, Laminae osseae, vereinigen. Für hochgradigen Wechsel der Beanspruchungsrichtung innerhalb der Flächenausdehnung des Plättchens, sowie für starke Häufung des Widerstandes in den Richtungen desselben.

3. Knochenbälkchen, *Trabeculae osseae*, macroscopisch solide, annähernd cylindrische Gebilde. Für Beanspruchung nur in Einer ganz constanten Richtung (der Längsrichtung des Balkens).

[4. Knöcherne Kugelschalen, *Pilae osseae*, siehe Seite 709.]

5. Uebergangsformen zwischen allen vier Typen mit entsprechenden Functionen, zum Theil auch als entwickelungsgeschichtliche Durchgangsstadien von den „primären Elementen", den Tubuli ossei.

Aus diesen Elementartheilen werden zusammengesetzt folgende:

II. Formen der Spongiosa, Formationes substantiae spongiosae osseae[1]). Sie dient zur Vertheilung des Widerstandes auf einen grösseren Raum, als für Widerstandleistung durch

[1]) Die Definitionen wurden beim Wiederabdruck zum Theil etwas schärfer bezeichnend gefasst.]

Digitized by Google

ein compactes Stück bei reiner Druck- und Zug- oder Biegungs-Beanspruchung nöthig wäre, also um grössere statische Flächen (s. S. 680 Anm.), sowie auch elastischen Widerstand zu erzeugen; [bezüglich der Biegungsbeanspruchung siehe ausserdem S. 689].

I. Röhrchenspongiosa, *Spongiosa tubulosa*, aus sich innig berührenden gleichgerichteten Knochenröhrchen. Für starken Widerstand auf noch relativ engem Raum gegen die beim Elementartheil charakterisirte Beanspruchung:

a) Spongiosa tubulosa *completa*, aus Röhrchen mit wenig durchbrochener Wandung. Dient ausser dem Angegebenen zugleich der Ersparniss von besonderem Materiale für die secundäre (zur Hauptrichtung rechtwinkelig stehende) Beanspruchung. Findet sich dauernd: in Wirbel, Rippe des Walfisches, im oberen Theil unseres Calcaneus bei sehr kräftigen Menschen (auch in der Compacta der Röhrenknochen). Ist die Jugendform unserer Compacta der Knochen des Schädeldaches, anderer platter Knochen und eines Theiles der Compacta der Röhrenknochen [in der Diaphyse gegen die angrenzende Epiphyse hin].

b) Spongiosa tubulosa *incompleta*, aus Röhrchen mit vielfach durchbrochener Wandung, für entsprechend geringere „relative Beanspruchung" (s. S. 680). Sie ist die embryonale Form der Spongiosa unserer Röhrenknochen und findet sich von längerer Dauer z. B. beim Rind (z. B. in der Tibia), in den Phalangen des Walfisches.

II. Maschen- oder Netzspongiosa, *Spongiosa reticularis*, netzförmige oder fachwerkähnliche Verbindung von schmalen Bälkchen oder Plättchen [und danach als *Spongiosa trabeculosa* und *lamellosa* zu bezeichnen] oder aus beiden gemischt. Sie dient der Vertheilung des Widerstandes auf einen noch grösseren Raum als die Röhrenspongiosa. Eintheilung:

[**150**] A. Nach der Form der Maschen:

a) Rundmaschige Spongiosa für starken Wechsel der

Digitized by Google

Beanspruchungsrichtung nach vielen Seiten[1]). Sie kommt ausser definitiv auch vorübergehend functionell bedingt als Jugendform der ersten Spongiosa mancher kurzen und platten Knochen [s. S. 685, Anm.], so wie als Umbildungsform der eckigmaschigen Spongiosa zu einer neuen Function vor. Sind die Maschenräume fast vollkommen umschlossen, so entsteht die Unterform der „zelligen Spongiosa", Spongiosa cellularis (Henle), s. oben.

α) Vollkommen runde Maschen, Spongiosa *globata*, für hochgradigen Wechsel der Beanspruchungsrichtungen nach allen Seiten (z. B. im Kopfe der Kugelgelenke dicht unter der Oberfläche).

β) Ovale Maschen, Spongiosa *ovata*, für geringeren Wechsel der Beanspruchungsrichtung um die Längsrichtung der Maschen.

b) Rechteckigmaschige Spongiosa, Spongiosa *rectangulata*, für constante Beanspruchungsrichtung; und vollkommene Zerlegung dieser Beanspruchung in primäre und secundäre (s. oben S. 679 u. f.); sie stellt die höchste Stufe der Differenzirung dar.

α) Spongiosa rectangulata *recta*, aus rechtwinkeligen Maschen mit geraden Bälkchenzügen (siehe B a), für annähernd parallel gerichtete Druck- und Zugbeanspruchungen, Uebertragung der Beanspruchung zwischen gleich grossen Flächen.

β) Spongiosa rectangulata *curvata*, aus rechtwinkeligen Maschen aber mit im einen oder in beiden Systemen gebogenen Bälkchenzügen: trapezförmige (ev. dreieckige) Maschen, für Sammlung der Beanspruchung von einem grösseren auf einen kleineren Raum, resp. umgekehrt für Vertheilung der Beanspruchung auf eine grössere Fläche, z. B. im Calcaneus, im Schenkelknochen (so bei Biegungs-

[1]) Es ist ohne Weiteres verständlich, dass starkem Wechsel der Beanspruchungsrichtung nur runde Maschen entsprechen können, da diese allein nach allen Richtungen gleich, also auch in jeder Richtung gleich widerstandsfähig sind (s. S. 710).]

Digitized by Google

beanspruchung). (Ausserdem noch rhombische Maschen). Alle auch als blosse Uebergangsstufe zur Ausbildung von *α*.

B. Nach der Anordnung der Maschen:

a) Aus geordneten Maschen, Substantia spongiosa (globata, ovata, rectangularis) *ordinata*: die Bälkchen oder Plättchen benachbarter Maschen verbinden sich zu „continuirlichen", geraden (siehe A b *α*) oder allmählich sich biegenden (siehe A b *β*) „Zügen" zu *Tractus ossei*. Stadium vollkommener Anpassung an vorherrschende resp. constante Beanspruchungsrichtung.

b) Ungeordnete Maschen, Substantia spongiosa inordinata: die Bälkchen oder Plättchen benachbarter Maschen haben erheblich verschiedene Richtungen und verbinden sich nicht zu „continuirlichen Zügen". Bei sehr wechselnder Beanspruchungsrichtung, oder bei noch unvollkommener Anpassung an eine neue Beanspruchungsrichtung.

III. Plattenspongiosa, Spongiosa *laminosa*; aus grossen Platten, welche durch Bälkchen oder Plättchen quer verbunden sind. Für hohen Widerstand, zumeist bei starkem Wechsel der Beanspruchungsrichtung aber blos innerhalb der [**151**] Fläche der Platte mit Zerfällung in primäre und secundäre Beanspruchung; [in den Condylen der Winkelgelenke, besonders des Femur].

Ausser diesen Hauptformen der Spongiosa kommen noch viele Abweichungen als Uebergangsformen mit entsprechenden gemischten Functionen vor, und man findet oft verschiedene Formen nebeneinander. Im oberen Ende der Tibia oder im unteren Ende des Femur sind fast alle Formen nebeneinander zu finden, jede aber an ihrer gehörigen, durch die oben bezeichneten Functionen bestimmten Stelle.

In der obigen Beschreibung der Structuren unseres Präparates ist in Hinsicht auf den beschränkten Zweck der blossen Richtungsbeschreibung das Wort „Bälkchen" allgemein auch für Plättchen und Röhrchen angewendet worden.

Die auch als blosse Jugendform auftretenden Typen der Substantia spongiosa, der Röhrchentypus und der rund-

Digitized by Google

zellige Typus sind vielleicht auch zu dieser Zeit schon functionell bedingt, indem *bei dem noch vorhandenen „Knorpelreichthum" die Beanspruchungsrichtungen noch in höherem Maasse variiren* als später nach dem Schwunde desselben; daher auch beim Röhrchentypus der Diaphysen die vorhandene radiäre Richtung, so viel ich sehe, immer in die Hauptrichtung der Beanspruchung fällt. Wo diese Typen nicht bleibende sind, werden sie unter stärkerer Durchbrechung der Wandung in die Maschenform verwandelt und eventuell bis zum rechteckigen Typus umgearbeitet.

Das Knochenröhrchen wurde von mir seiner besonderen Function wegen als statischer Elementartheil aufgefasst, wie dies in der Technik auch geschieht. Aber auch genetisch ist es, wie wir sahen, als ein Elementargebilde zu betrachten, indem es primär als einheitliches Gebilde erzeugt wird und secundär Plättchen und Bälkchen aus sich hervorgehen lassen kann[1]). Die Röhrchen im Röhrenknochen des Neugeborenen stellen schon die Uebergangsstufe zu den anderen Formen dar, indem schmale Plättchen und Bälkchen sich vorfinden, welche aber noch deutlich die röhrenförmige Anordnung erkennen lassen. Blos an der Epiphysenlinie findet man, wie bekannt, noch ziemlich vollkommen umschlossene aber viel feinere Röhrchen, aus welchen dann unter Schwund von Zwischenwandungen die weiteren Röhrchen gebildet werden. In der älteren Literatur tauchen mehrfach Knochenröhrchen auf, so bei Leuwenhoek, Reichel; doch sind es wohl nicht die hier als statische Elementartheile aufgefassten Bildungen, da diese beim erwachsenen Menschen nur noch an ganz vereinzelten Stellen besonders starker „relativer Beanspruchung" (S. 680) sich finden, [**152**] so im Calcaneus kräftiger Menschen, ausserdem, wie erwähnt, in der Tibia des Rindes an den Stellen stärkster Beanspruchung, dauernd bei den Waalthieren, wo

1) Damit soll aber nicht behauptet sein, dass Röhrchen nicht auch secundär durch Verschmelzung von Lamellen oder durch röhrenförmige Usur aus dichterer Spongiosa erzeugt werden können. Darüber muss erst die weitere Untersuchung entscheiden. Vorkommnisse bei der Ausbildung neuer statischer Structuren scheinen schon jetzt auf einen solchen Modus hinzudeuten.

Digitized by Google

auch die Compacta dauernd daraus gebildet ist und wo die Wirbel ein sehr dünnwandiges Stützsystem daraus gebildet haben, welches an Knochenersparniss unsere Spongiosa rectangulata aus dem oben angedeuteten Grunde (in Folge der durch die dichte Berührung der Röhrchen bedingten Ersparung „besonderen" Materiales für die „secundäre" Beanspruchung, hier die Ringspannung übertrifft[1]). Lange bekannt sind aber die statischen Knochenröhrchen, soweit sie mit den Havers'schen Röhrchen unserer Compacta zusammenfallen, und sie sind mit ihnen identisch, soweit sie in der Richtung der Beanspruchung gelegen sind und daher ihre oben charakterisirte specifische statische Function ausüben können (siehe dagegen S. 718).

Genetisch steht den Knochenröhrchen gleich, und bildet, wie wir sahen, das Aequivalent für die kurzen Knochen und die Epiphysen die rundmaschige Spongiosa; da ihr Element, die *runde Zelle* oder Masche, aber weder eine differenzirte Function sondern im Gegentheil Widerstandsfähigkeit nach allen Richtungen besitzt, noch in Folge dieser Eigenschaft durch Vereinigung ihrer Elemente eine differenzirte Art von Widerstand leistet, so wurde sie nicht als „statisches Element" aufgeführt. [Doch braucht man diesen Grund nicht als stichhaltig anzusehen und kann dann die „knöcherne Kugelschale", *Pila ossea* (von pĭla, Ball) unter die statischen Elementartheile der Spongiosa aufnehmen, mit der Einschränkung, dass sie (gleich dem Röhrchen) nicht isolirt vorkommt, und daher blos „innen" „rund", aussen aber durch die Vereinigung mit anderen ihres Gleichen nicht für sich abgegrenzt ist. Bei gedachter Abgrenzung wäre sie als Würfel vorzustellen, doch wider-

[1] Da auch bei uns die Spongiosa tubulosa die genetisch primäre Form ist, so entsteht die Frage, warum sie bei den Waalthieren erhalten bleibt und in den Wirbeln sogar noch zu einem besonderen Typus von sehr dünnwandigen, aber sich allenthalben berührenden Röhrchen ausgebildet wird, während sie bei uns zur trabeculären Form umgearbeitet wird.

Nachdem einmal die Tubuli stark durchbrochen sind, kann die Umbildung zur Spongiosa rectangulata functionell bedingt sein, d. h. auf die früher von mir dargelegte Weise (s. S. 434 u. II, S. 221) durch die Vertheilung der Beanspruchung in diesem Netze veranlasst werden.]

Digitized by Google

spräche schon diese gedachte Abgrenzung ihrer Function; denn das Wesentliche der Spongiosa globata ist, dass in dem nicht ganz mit Knochen erfüllten Raum die Lücken rund sind, so dass das zwischen den Lücken vorhandene Fachwerk von Knochensubstanz nach sehr verschiedenen, nicht in einer Ebene liegenden Richtungen gleich widerstandsfähig ist.] Im Unterschiede zur runden Zelle sind die Tubuli ossei und die genetisch secundären Gebilde, die Plättchen und Bälkchen wegen ihrer beschränkten Function und der darauf beruhenden Fähigkeit durch verschiedene Zusammensetzung Gebilde verschiedener Functionen hervorgehen zu lassen, oben als statische Elemente bezeichnet worden [1]).

---

[1]) Die **Maschenweite** der Substantia spongiosa ist abhängig einmal von der Stärke der Beanspruchung im Verhältniss zu der wie oben (S. 680) dargethan, durch andere Momente bestimmten Breite resp. ganzen Dicke des Scelettheiles, also von der „relativen Beanspruchung" des Scelettheiles. Je stärker bei gleicher Dicke des ganzen Knochens die Beanspruchung ist, um so enger sind ceteris paribus die Maschen, weil die Bälkchen entsprechend dicker werden.

Die *Spongiosa* stellt ihrem Wesen nach eine Zerlegung der mehr oder gleichmässig auf die ganze Aufnahmefläche wirkenden Kräfte auf in Abständen von einander stehende, Widerstand leistende Theile, also zugleich eine *Sammlung der Einwirkung gegen jeden dieser Theile dar*; unter der Aufnahmefläche der Einwirkung müssen daher die Maschen noch enger sein, und ihre Weite muss in Relation stehen zur eigenen Dicke der Aufnahmefläche; denn eine dünne Substanzlage kann die Einwirkung nicht vollkommen auf weit von einander entfernte Stützen übertragen. Unter der dünnen Compacta der Gelenkenden ist daher die, in Folge des Wechsels der Beanspruchung rundmaschige (s. S. 706 Anm. u. 709) Spongiosa aus diesem und dem vorigen Grunde eng; und die Spongiosa tubulosa unter der noch dünneren, ja gar nicht vollkommen geschlossenen Lage der harten Aufnahmeschicht neben den intermediären Epiphysenknorpeln ist in Folge dessen noch feiner maschig. Erst allmählich kann die ursprünglich auf eine Fläche gleichmässig vertheilte Beanspruchung auf in grösseren Abständen befindliche widerstehende Theile gesammelt, resp. in solche Theilbeanspruchungen zerlegt werden, eine Nothwendigkeit, welcher die ungleiche Maschenweite in jedem Scelettheile entspricht. Ist der Scelettheil sehr kurz, d. h. in Richtung der Hauptbeanspruchung klein im Verhältniss zur Breite der Aufnahmefläche, so ist diese Vergrösserung der Maschen in der Mitte des Scelettheiles entsprechend geringer.

Feinmaschige Spongiosa mit entsprechend dünnen Bälkchen ist natürlich sehr elastisch im vulgären Sinne, d. h. sie giebt stark nach und kehrt dann wieder zu ihrer früheren Form zurück. In Folge dessen ist sie aber nicht fähig, grosser lebendiger Kraft zu widerstehen; deshalb haben die Thiere an Stellen, wo letztere einwirkt, grosse Maschen mit dicken Balken resp. Platten unter dicker Aufnahmefläche; so findet sich z. B. an der Basis des Processus frontalis des Stirnbeines des

Digitized by Google

Da auch neugebildete Compacta an unserem Präparate vorhanden ist, so seien auch die statischen Elemente dieser erwähnt.

Elementa statica substantiae compactae osseae. Für Zusammendrängung des festen Materiales auf den kleinsten Raum zum Zwecke der Erreichung höchst möglichen Widerstandes an der beschränkten Stelle der stärksten relativen Beanspruchung (S. 680). Sie wird gebildet aus:

1. Knochenröhrchen, Tubuli ossei substantiae compactae (Lamellensysteme der HAVERS'schen Kanälchen)

a) in der Richtung der Beanspruchung gelegene, für starken Widerstand in einer Hauptrichtung bei Ersparung besonderen Materiales für die secundäre Beanspruchung (Ringspannung);

b) mit der Längsaxe nicht in der Richtung der Hauptbeanspruchung gelegene Röhrchen oder blosse Bruchstücke von Röhrchen (aus den Bildungsmechanismen sich ergebende aber nicht höchst zweckmässige Bildungen, s. S. 718).

2. Platten, Laminae substantiae compactae (vereinigte Schichten von Generallamellen).

Nunmehr sind wir im Stande, die principiell wichtige Frage zu beant- [**153**] worten, ob alle Grundstructurformen der Spongiosa und Compacta auch in pathologischen Fällen als Anpassungen an neue Functionen gebildet werden und ihrer specifischen Function entsprechende Verwendung

Büffels eine „Fachwerk-Spongiosa" rectangulata laminosa von 5 bis 7 Centimeter Maschenweite aus mehrere Millimeter dicken, entsprechend grossen Platten; ebenso haben die Strausse in ihren Schenkelknochen sehr weite Spongiosa laminosa; während die Pferde trotz ihres schnellen Laufes viel feiner maschige trabeculäre Spongiosa besitzen, wohl weil sie unter geschickter Verwendung ihrer Muskeln viel elastischeren, allmählichen Widerstand leisten und so die Härte des Stosses beim Auf- und Absprung sehr mildern (s. S. 737).

Die Dicke der statischen Elementartheile, der Bälkchen oder Plättchen steht natürlich in Beziehung zur Grösse ihrer Beanspruchung und daher auch zur Maschenweite. Diese functionellen Momente lassen aber wohl immer eine gewisse Variationsbreite, innerhalb deren individuelle Verschiedenheiten vorkommen können.

Soweit den functionell bedingten Structurverhältnissen ohne entsprechende Function bereits im Embryo entsprochen wird, werden die betreffenden Structuren also durch vererbte, von der Functionirung unabhängige Mechanismen ausgebildet; diese letzteren müssen aber phylogenetisch irgendwie erworben worden sein, sei es durch Auslese aus Keimplasmavariationen oder [?] durch Vererbung „erworbener" Eigenschaften.]

Digitized by Google

finden, oder ob vielleicht gewisse Formen oder Combinationen in solchen Fällen constant vermisst werden. Eine erneute Durchsicht der Structuren unseres Präparates belehrt uns, dass fast alle die unterschiedenen Structurformen an demselben in angemessener Verwendung vorhanden sind. Lamelläre Spongiosa aus Platten, welche parallel zur Biegungsebene stehen, bilden die Mitte des ersten Structurtypus; deutliche Andeutungen des Röhrentypus sind auf einzelnen Schnitten an der Concavität vorhanden als Ausdruck geringer seitlicher Abweichungen von der Hauptbiegungsrichtung beim Seitwärtsstemmen des Beines. Von dem Maschentypus ist die am wenigsten differenzirte, gerundete Form noch in überreichem Maasse vertreten, hier als Zeichen noch ungenügender Ausarbeitung der ursprünglich entzündlich gebildeten Producte zu regelmässig in einer Richtung fungirenden Theilen; daher vorzugsweise auf Seiten der Tibia, wo weiter abwärts noch rein entzündliche Spongiosa sich findet; oder als Zeichen der Umarbeitung präexistirender quadratischer Maschen zur Function in anderer Richtung im Femur (Fig. 11 b S. 694). Doch ist auch die höchste Differenzirungsstufe, die rechteckige Maschenform, sauber ausgearbeitet, neugebildet vorhanden und sogar zu 3 bis 4 cm langen continuirlich verlaufenden Balkenzügen, Tractus ossei der Spongiosa rectangulata recta et curvata ordinata ausgebildet; diese durchgehenden Balken sind entsprechend ihrer Function gerade, wie im Stützsystem des Typus II, oder in trajectoriellem Bogen gekrümmt im Zugsystem aller drei Typen. Für typische dreieckige Maschen als Dauerform ist hier keine Gelegenheit gegeben, doch habe ich sie an anderen Präparaten gleich wie die trapezförmige Spongiosa als directe Anpassungen wohl ausgebildet angetroffen, so bei Ankylose des Hüftgelenkes, wo viele Balkenzüge nach einem Puncte hin convergiren müssen.

Demnach *können also alle „statischen Elemente"* der Knochenspongiosa, sowie *alle* normaler Weise daraus gebildeten *„Spongiosatypen" bei Herstellung einer, neuen functionellen Verhältnissen entsprechenden Structur erzeugt und in der ihrer specifischen Function entsprechenden Weise verwendet werden.*

Digitized by Google

Die Substantia compacta angehend, so ist in unserem Präparate, wie erwähnt, unzweifelhaft viel neugebildete Compacta vorhanden; aber es ist nicht leicht zu sagen, an welcher Stelle im Speciellen das Neugebildete liegt, ob nach innen gegen die Spongiosa zu oder nach aussen von der alten Compacta. An einer Stelle neben dem Vorsprung an der Concavität ist es am wahrscheinlichsten, dass der äussere Theil der neugebildete ist. Die Compacta zeigt sich daselbst zwar aus Havers'schen Röhrchen gebildet, welche aber nur zum kleinen Theil in der Richtung der Beanspruchung liegen; während letzteres bei der normalen Compacta doch vorherrschend der Fall ist. Generallamellen sind nicht erkennbar.

[**154**] Es würde nun noch zu erörtern sein, auf welche Weise die neugebildete, wunderbar zweckmässige Structur entstanden ist, und welchen gestaltenden Kräften sie ihre Entstehung verdankt. Hierin müssen wir uns aber bescheiden. Die allgemeinen Principien, zufolge deren Zweckmässiges als sogenannte directe Anpassung (s. S. 721) entstehen kann, sind in meiner Schrift „Der Kampf der Theile im Organismus" eingehends erörtert worden und zugleich ist (S. 356–358) die Anwendung auf die Knochen kurz angedeutet und in einem Autoreferat (s. S. 434—436, sowie Bd. II S. 221) noch etwas weiter ausgeführt worden. Genaueres kann nur auf Grund besonderer, meinerseits zwar unternommener aber noch nicht abgeschlossener Versuche dargelegt werden.

Ueberblicken wir zum Schluss das Resultat unserer etwas langen Untersuchung und Erörterung, so fand sich in einer Synostose der inneren Condylen des Femur und der Tibia eine grosse Mannigfaltigkeit von Structurverhältnissen, welche sich aber bei genauerer Durchsicht auf drei wesentlich verschiedene Typen und deren Uebergänge ineinander zurückführen liess. Zwei von diesen Structurtypen waren durchaus von der normalen Structur der vereinigten Knochen verschieden; und alle nahmen ein viel grösseres Gebiet ein als die spongiöse Substanz der normalen Knochen, indem der

Digitized by Google

bei der Beugung des Unterschenkels an der Vorderseite des Knies entstehende grosse Zwischenraum zwischen Femur und Tibia im Bereich der Synostose vollkommen durch gesetzmässig structurirte Knochenmasse eingenommen war. Diese neue Zwischenknochenmasse war mit der nach oben und unten sich anschliessenden Spongiosa der alten Knochen vollkommen zu einer functionellen Einheit verbunden, sodass sich keine Grenze zwischen ganz Neuem und durch Umbildung des Alten Entstandenen auffinden liess (S. 664—672).

Die drei Structurtypen entsprachen ungleichen Arten der Inanspruchnahme der Knochen an jenen Stellen; und zwar entstanden bei den beiden ersten Typen diese besonderen Beanspruchungsverhältnisse dadurch, dass Gebilde, welche gar nicht zusammen gehören, starr vereinigt worden waren, und dass nunmehr die verschiedenen Theile desselben Knochens, welche normal einheitlich zusammenwirken, zufolge ihrer Vereinigung mit entsprechenden Theilen des Nachbarorganes bei der Thätigkeit des so hergestellten Gesammtgebildes in besonderer Weise fungirende Systeme bildeten. Dies galt erstens für die Verschmelzung der medialen Flächen beider Knochen, wo in der gebildeten grossen zusammenhängenden Fläche im Wesentlichen eine [155] typische Biegungsbeanspruchung und dem entsprechende Structur entstand; und galt zweitens für die Vereinigung der hohlen Stellen beider Knochen, wo, in Folge der Verschmelzung der beiden vorderen bezw. hinteren compacten Lagen mit einander, gesonderte Beanspruchungsherde in der vereinigenden Knochenmasse sich bilden mussten, die auch zu einer besonderen Structur Veranlassung waren (S. 675—677). Die Richtigkeit dieser Auffassung liess sich an besonders angefertigten, diesen Auffassungen angepassten Gummimodellen darthun, nachdem wir einige *Methoden* aufgefunden hatten, die in dem Gummi bei der Biegung sich bildenden Linien stärksten Zuges und Druckes auf der Oberfläche sichtbar zu machen und zu fixiren (S. 673 u. 674). Die Vergleichung dieser *durch mechanische Selbsterzeugung dargestellten Trajectorien* mit den Balkensystemen des Präparates ergab die Identität beider in den wesentlichen Charakteren; womit die trajectorielle s. statische Bedeutung der neuen Structuren dargethan war. Der dritte einfachere Structurtypus wurde durch das Fehlen einer ver-

Digitized by Google

einigenden Knochenmasse zwischen den beiden hinteren Compactae bewirkt, und war ohne Nachbildung im Modell genügend verständlich.

Um weiterhin die so in ihrer allgemeinen Bedeutung als zweckmässige Anpassung an neue Verhältnisse erkannte Structur auch in der Bedeutung ihrer wesentlichen Einzelheiten zu verstehen (S. 690—700), so weit dies ohne Mathematik und graphische Statik möglich ist, musste vorher eine Reihe von Betrachtungen angestellt werden, welche, von den einfachsten Fällen trajectorieller Structuren zu den complicirteren fortschreitend, uns möglichst unserem Ziele zu nähern suchte (S. 678 bis 690).

Ein darauf angestellter Vergleich der äusseren Gestalt des Präparates mit seiner inneren Structur (S. 700) gewährte einen weiteren Einblick in den Grad der stattgehabten directen Anpassung, indem sich die äussere Gestalt zumeist in einer Weise der Structur angeschmiegt zeigte, welcher der Charakter der höchsten Vollkommenheit zukommt. Diese Art äusserer Gestalt wurde, in Folge ihrer allgemeinen Bedeutung, mit einem besonderen Namen belegt und als *„functionelle Gestalt“* bezeichnet. Zugleich wurde erwähnt, dass auch die normalen Knochen entweder eine solche „functionelle Gestalt“ besitzen, oder im Falle äusserer Hindernisse sich einer solchen möglichst nähern. Erst durch dieses Gesetz im Verein mit dem der „functionellen Structur“ wird somit die Zweckmässigkeit, welche unsere Knochen besitzen, vollkommen bezeichnet (S. 700 u. 701).

Der Vollständigkeit halber wurde zuletzt noch ein analytischer Vergleich der Structur des Präparates mit der normalen Knochenstructur angestellt, um zu ermitteln, ob alle Bauelemente und Formationen der normalen Spongiosa auch durch die sogenannte directe Anpassung neu erzeugt und zweckentsprechend verwendet werden [**156**] können. Hierfür war es nöthig, zunächst ein *Schema der statischen Elementartheile der normalen Spongiosa* und ein *Schema der verschiedenen Spongiosaarten* aufzustellen (S. 702—710); die Vergleichung der so unterschiedenen Arten von Structurtheilen mit den Elementen der neugebildeten Structur bestätigte die obige Vermuthung (S. 711).

Digitized by Google

Damit haben wir in vorstehender Abhandlung die Producte einer in ganz neuen Verhältnissen das ihnen entsprechende Zweckmässige schaffenden Thätigkeit des Organismus eines Individuums (s. S 719) kennen gelernt, und dieselbe sich gleichzeitig an *nebeneinander* gelegenen, zusammenhängenden Stellen *in einer Mannigfaltigkeit und Feinheit bethätigen sehen, wie sie wohl nur äusserst selten sich zu zeigen Gelegenheit hat.* In der Erkenntniss dieser Feinheit und Mannigfaltigkeit der Leistungen des wunderbaren, uns zuerst durch Julius Wolff[1]) und Koester[2]) bekannt gewordenen Principes liegt der Werth und der Lohn unserer Untersuchung. Wir dürfen jetzt schliessen, dass die *Hervorbringung keiner, auch der complicirtesten Combinationen der Knochen-Röhrchen, -Bälkchen und -Plättchen zu einer neuen „functionellen" Structur unseren Knochenbildungsprincipien zu schwer ist,* dass die hierbei wirksamen, gestaltenden Kräfte in der Production der genannten Structurelemente und in ihrer zweckmässigsten Verwendung zu functionellen Structuren von unbegrenzter Leistungsfähigkeit sind, sofern ihnen nur in der „Wirkungsdauer" keine Schranken gesetzt werden[3]).

Unzweckmässigkeit in der eigenen Structur der statischen Elementartheile der Knochen.

Eine andere fast ebenso wichtige Frage, welche in dieser Arbeit nicht in den Bereich der Untersuchung gezogen wurde, verbleibt noch ungelöst: die Frage, ob bei dieser directen Anpassung die statischen Elemente der trajectoriellen Structuren, *ob die Bälkchen, Plättchen und Röhrchen* und ihre Verbindungstheile *selbst auch eine functionelle Structur erlangen.* Dass sie einer

---

1) J. Wolff, Beiträge zur Lehre von der Heilung der Fracturen. v. Langenbeck's Archiv für Chirurgie. Bd. XIV. 1872.

2) Koester, Verhandlungen der physicalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg. Juni 1872.

3) Ueber die mögliche Entstehungsweise dieser Structur s. S. 356—358, 434 bis 436 und Bd. II S. 221.

Digitized by Google

solchen benöthigen, um auch ihrerseits das Maximum an Widerstandsfähigkeit bieten zu können, kann bei ihrer Zusammensetzung aus statisch sehr ungleichwerthigem Materiale, aus weichen Zellen, zugfesten Fasern und starrer Kittsubstanz (v. EBNER[1]), KASSOWITZ[2]) und bei der auch in ihnen in Folge dieses Aufbaues noch stattfindenden ungleichen Beanspruchung nicht zweifelhaft sein. Eine erneute Prüfung der Knochenstructur im Sinne der fundamentalen Entdeckungen v. EBNER's über die feinere Structur der Tela ossea unter gleichzeitiger Rücksichtnahme auf die speciellen Beanspruchungsrichtungen des geflechtartigen, des parallelfaserigen und des lamel- [157] lösen Knochengewebes wird darüber Aufschluss geben[3]).

Gegenwärtig lässt sich ohne specielle Untersuchung nur Eines sagen, nämlich, dass im lamellösen Knochengewebe die Lage der (annähernd linsenförmig platten) Knochenzellen mit der „breiten" Fläche „parallel" der Flächenausbreitung der Lamellen und der vorzugsweise rechtwinkelige Verlauf ihrer Ausläufer durch die Lamelle die Festigkeit um das möglichst kleine Maass vermindern und damit zugleich auch die eingeschlossene Zelle möglichst vor Druck sichern. Bei jeder anderen Stellung dagegen würde der Verlust an Festigkeit ein grösserer werden, um bei rechtwinkeliger Lage der platten Zellen gegen die Lamelle und gegen die Druckrichtung ein Maximum zu erreichen, welches die Festigkeit um die Hälfte oder mehr vermindern könnte.

Ferner ist die Bildung concentrischer sich berührender Lamellen und ihre zugfeste Verbindung durch schräge, die Abscheerung hemmende Fasern ein ausgezeichnetes constructives Princip, welches sich auf's Höchste bewähren muss,

---

1) V. v. EBNER, Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. Wiener Sitzungsberichte der math.-nat. Classe. Bd. LXXII. Abth. 3. 1877.

2) M. KASSOWITZ, Die normale Ossification. Wiener medicinische Jahrbücher von STRICKER. 1879.

[3]) Diese Prüfung ist neuerdings an einem Knochenbälkchen von B. SOLGER (Ueber die Architectur der Stützsubstanzen, Leipzig 1892, 36 Seiten) (S. 21, Fig. 3) vorgenommen worden mit dem Resultate, dass die Structur desselben keine functionelle ist.]

Digitized by Google

„sofern diese Lamellen in der Richtung der Beanspruchung gelegen sind"; was zwar vorherrschend, aber wie wir sahen, nicht immer der Fall ist.

Da in den unzweckmässiger Weise „schräg" und „quer" zur Druckrichtung gestellten HAVERS'schen Lamellensystemen, die Zellen noch dieselbe Lage zu den Lamellen behalten als in den in Richtung des Druckes stehenden Systemen, obgleich dies jetzt sehr unzweckmässig ist, so sehen wir hier schon *ein bei geeigneter Verwendung höchst zweckmässiges, aber wie es scheint „stabiles", „nicht anpassungsfähiges" Bildungsprincip unzweckmässige Producte liefern*, und erkennen damit schon *eine Grenze der Leistungsfähigkeit der Knochenbildungsprincipien*[1]).

[1]) B. SOLGER bildet (loco S. 715 citat. Fig. 4) ein darauf bezügliches Präparat ab und scheint daselbst meiner Auffassung, dass diese Anordnung unzweckmässig ist, zuzustimmen.

In einer späteren Schrift (Ueber geknickte Knochenlamellen. Anat. Anz. 1893, S. 28—33) dagegen sagt er Seite 43: „Sollte damit wirklich eine Grenze der (scil. das Zweckmässige producirenden) Leistungsfähigkeit der Knochenbildungsprincipien (ROUX) gegeben sein, oder wäre es nicht vielmehr gerathen, anzunehmen, dass es mit unserer Einsicht in das Problem der Architectur des fertigen und der Architectur-Umwälzung des wachsenden Knochens noch nicht ganz befriedigend bestellt ist?"

Dass unsere bezügliche Einsicht noch sehr mangelhaft ist, habe ich in dieser und in früheren Schriften wiederholt hervorgehoben. Dieser Mangel hindert aber nicht, schon jetzt mit Sicherheit auszusprechen, dass es z. B. für die „Festigkeit" einer gothischen Kirche „unzweckmässig" ist, wenn die langen schmalen Fenster, statt in Richtung der Schwere, also des Druckes, schief oder wagrecht angebracht würden, und dass es dieselbe functionelle Bedeutung hat, wenn die nicht widerstandsfähigen, linsenförmig platten Knochenzellen mit ihrer Flächenausdehnung „schräg oder rechtwinkelig" zur Druckrichtung im Knochenbälkchen oder -Röhrchen stehen.

SOLGER negirt weiterhin auch die „functionelle" Bedeutung von Knochenstructuren, die ich als solche auffasse, indem er ersteren Ortes S. 30 sagt:

„Diaphyse und Epiphyse gehen somit bis zur Vollendung des Wachsthums, also 20 Jahre, ihren eigenen Weg, obgleich sie doch in derselben Weise bei Druck und wohl auch bei Zug in Anspruch genommen werden. Die Epiphysen sind es, die den Druck zuerst aufnehmen; die typische Druck- und Zugarchitectur wird aber häufig erst jenseits der Epiphysenfuge innerhalb der Diaphyse deutlich. Daraus schliesse ich, dass die Lehre von der Architectur der Spongiosa dringend einer Revision

Digitized by Google

Ich hoffe in absehbarer Zeit weitere Mittheilungen hierüber sowie über die Knochenbildungsprincipien und die Art ihrer Thätigkeit bei

bedarf." (Die gesperrt gedruckten Theile sind hier und in den folgenden Citaten von mir hervorgehoben).

Und Seite 19 findet sich die Stelle: „Die Lehre von der Architectur der Substantia spongiosa hat im Laufe der Zeit eine so erhebliche Umgestaltung erfahren, dass ihr der Werth eines erklärenden Principes, der ihr ursprünglich beigelegt wurde, zum grossen Theile verloren gegangen ist."

Zu Ersterem ist zu bemerken: So lange die knöcherne Diaphyse und Epiphyse noch durch eine Knorpelplatte, also eine nicht starre, sondern relativ weiche Lage getrennt sind, ist jedes von ihnen in Bezug auf die Richtungsverhältnisse seiner inneren Beanspruchung, besonders für Druckeinwirkung ein „selbstständiger" Scelettheil, und dies umso mehr, je dicker und je weicher dieser Zwischenknorpel ist, also je stärker der eine Theil sich bei Druckeinwirkung gegen den anderen, wenn auch im Ganzen sehr wenig, verschieben kann (s. auch S. 708). Die Art der Umsetzung des auf das ganze Stück einwirkenden Druckes ist in jedem einzelnen dieser harten Theile von der Gestalt desselben abhängig und deshalb in der kurzen Epiphyse wesentlich anders (s. S. 679) als in der, in Folge ihrer im Verhältniss zu ihrer Dicke mehrmals grösseren Länge, auf „Biegung" beanspruchten Diaphyse (s. S. 689 Anm). Dass aber neben einer „dünnen" Druckaufnahmefläche „engmaschige" Spongiosa functionell nöthig ist und dass bei Wechsel in der Richtung des Druckes, wie ihn die Auflagerung von Knorpel an der Druckaufnahmefläche schon an sich bedingt, „rundlich-maschige" Spongiosa sich finden muss, ist oben (S. 710) erörtert worden. Erst weiter im Inneren der langen Diaphyse ist vollkommene „Constanz der Beanspruchungsrichtung" vorhanden und daher daselbst erst die Bedingung für die Entstehung von Spongiosa „ordinata rectangulata" gegeben, welche Spongiosa für Solger allein die „typische" Druck- und Zugarchitectur zu repräsentiren scheint.

In Wirklichkeit aber stellt jede der von mir oben unterschiedenen Spongiosa-Formationen, an dem ihrer specifischen Function entsprechenden Orte verwendet, „typische Druck- resp. Zugarchitectur" dar.

Weiterhin nimmt Solger offenbar noch an, dass die functionelle Structur allein durch die Belastungsverhältnisse im Sinne der Wirkung der Schwere bedingt sei, denn er sagt (loco cit. 1892, S. 31 Anm.): „Die Knochen der oberen Extremität (des Menschen wenigstens) wollten sich ohnehin nie recht ihrem Gesetze fügen", und (S. 4*): „Man ist seit H. von Meyer's Arbeiten über die Architectur der Spongiosa geneigt, jede auch die geringfügigste Anhäufung von Knochensubstanz von flächenhafter Ausdehnung, namentlich, wenn man sie in dem Sceletstück der unteren Extremitäten trifft, von dem Gesichtspuncte der graphischen Statik zu betrachten".

Nach der von Rauber**), mir (s. S. 120, Nr. 4, S. 681 Anm., Nr. 10 u. 11) u. Zschokke***)

*) Zur Kenntniss der Röhrenknochen. Zool. Anz. 1893. Nr. 437. Sep.-Abdr. S. 4.

**) A. Rauber, Elasticität und Festigkeit der Knochen. 1876.

***) E. Zschokke, Weitere Untersuchungen über das Verhältniss der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratensceletes. Zürich 1892.

Digitized by Google

der directen Anpassung machen zu können. Diesmal mussten wir uns mit einem Hinweis auf die früher gegebene allgemeine Ableitung

vertretenen Auffassung dagegen ist es für den Knochen einerlei, ob er durch die Wirkung der Schwerkraft oder durch Muskelwirkung gedrückt resp. gezogen wird; und bei dieser Auffassung erkennt man, dass die normale Structur der Knochen der oberen Extremität des erwachsenen Menschen ebenso vollkommen den „statischen" Gesetzen entspricht, wie die der unteren Extremitäten (s. Nr. 10, S. 6). Zu den statischen s. functionellen Structuren in diesem Sinne gehört auch die Structur des Calcanus, obschon dieselbe beim Menschen und beim Säugethier trotz anscheinend verschiedener Function in der grossen Hauptsache übereinstimmt; denn wenn man die Beanspruchung beider genau erwägt, so geht sie beim Gehen und Springen bei beiderlei Lebewesen einerseits vom Sprungbein und andererseits vom hinteren Ende (von den sich ansetzenden oder in ihrer Sehne daselbst umbiegenden Wadenmuskeln) und vom vorderen Ende aus; auch beim Stehen des Menschen auf dem Calcanus geht die Beanspruchung gleichfalls einerseits vom hinteren Ende aus. In meinen Schriften wird nirgends von statischer Structur blos im Sinne ihrer Widerstandsfähigkeit gegen die „Schwerkraft" gesprochen*).

Noch in einem Flugblatte vom Februar 1894, nachdem ihm also wohl die ihm übersandte kleine Schrift Nr. 10 hätte bekannt sein können, ersucht Solger um Zusendung von Material, um den Nachweis liefern zu können, dass wir nicht blos mit den Anforderungen des Technikers, der nur „todte Maschinen" zu construiren weiss, an die Betrachtung der blutdurchströmten, des Wachsthums und damit innerer und äusserer Wandlungen fähiger Scelettheile treten dürfen. Dieser Nachweis braucht gewiss nicht erst neuerdings erbracht zu werden (s. S. 356—358, 434—436 u. Nr. 10 u. Bd. II S. 221 und Jul. Wolff's Buch, das „Transformationsgesetz").

Kein Einsichtiger wird verkennen, dass wir über die Lebensvorgänge der Knochen sowohl beim Erwachsenen wie noch mehr beim Embryo und während der Jugend noch sehr wenig wissen (s. Nr. 10, S. 18 u. 13); und es war schon früher ausgesprochen, dass die normalen Bildungsvorgänge während des Embryonallebens und der Jugend (s. S. 356 u. Bd. II, S. 232) nicht immer das statisch Beste produciren, dass keine vollkommene Identität zwischen den Producten der mehr oder weniger von der Function unabhängigen embryonalen Bildung und den Producten der functionellen Anpassung besteht.

In Bd. II S. 232 wird Solger auch bereits seine neue Beobachtung verzeichnet finden, dass die Epiphysen und Diaphysen an den sogenannten intermediären Epiphysenlinien (NB. jedes dieser Gebilde für sich betrachtet) keine „statische Gestalt" haben. Dazu ist aber auch keine Veranlassung vorhanden, da beide Theile, Epiphyse und Diaphyse, abgesehen von den erwähnten, durch die Weichheit des intermediären Knorpels bedingten und die „Structur" beeinflussenden feinen Verschiebungen gegen einander, sich im Groben nur gemeinsam bewegen und nur gemeinsam bewegen sollen; es musste daher zackenförmiges Ineinander-

*) F. Eichbaum dagegen steht noch auf dem Standpunct, dass die Knochen blos durch die „Belastung" in Anspruch genommen werden (Beiträge zur Statik und Mechanik des Pferdescelets. Berlin 1890). (Daselbst ist auf Seite 16 die obige Figur 6 von mir, S. 687, wesentlich unrichtig reproducirt.)

Digitized by Google

der Neuerzeugung zweckmässiger Structuren begnügen. Nur darauf sei noch hingewiesen, dass diese „directe Anpassung" eine „directe" Bildung des Zweckmässigen nur in Bezug auf das „Individuum" ist, während sie im Einzelnen unter fortwährender Neubildung und nachheriger Wiederzerstörung von Knochentheilen, durch bestimmt localisirte Auslese unter den „Theilen" vor sich geht, und dass somit auch hier das sogenannte Zweckmässige der Auslese seine Entstehung verdankt.

Schliesslich darf nicht unerwähnt bleiben, dass wir das Präparat zwar auf einer hohen Stufe der Zweckmässigkeit, gleichwohl aber erst auf dem Wege zur Vollkommenheit antrafen; denn die

---

greifen beider Theile geradezu gezüchtet werden, da dadurch Epiphysenlösung verhindert wird.

Für den ausgewachsenen Menschen vertrete ich nach wie vor die Auffassung, dass der „normale" Aufbau der Spongiosa aus den oben erwähnten „statischen Elementen" von geringen Abweichungen abgesehen, allenthalben „functionelle s. statische Structur" darstellt.

Auf Ausnahmen habe ich selber aufmerksam gemacht und zwar sogar auch auf bleibende Ausnahmen, die auf besonderen Ursachen beruhen (s. Nr. 10, S. 7 und Nr. 11, S. 17). Die weiteren, besonders von anderen Autoren hervorgehobenen Abweichungen von der statischen Structur der Knochen des Erwachsenen beruhen, soweit sie nicht überhaupt pathologische Producte betreffen (v. Recklinghausen), nach meiner Auffassung auf zwei Ursachen: erstens auf der langsamen Wirkung besonders des Principes der Inactivitätsatrophie, weniger der Activitätshypertrophie, so z. B. die langsame Umänderung der Knochenstructur zur statischen Structur an und neben der intermediären Epiphysenlinie nach deren Verknöcherung; und zweitens auf den Structurumänderungen, die durch die fortwährende Zerstörung und Erneuerung der Knochensubstanz bedingt sind.

In Folge dieses etwas langsamen Verlaufes der functionellen Anpassung aber zu sagen, dass die Lehre von der durch diese Anpassung hervorgebrachten statischen Architectur der Substantia spongiosa ihren Werth als die Knochenstructur erklärendes Princip zum grossen Theil verloren habe, ist nicht zu billigen.

Wir verfügen (ausser in dem vorstehend geschilderten Objecte) besonders in der grossen Abhandlung Julius Wolff's über so ausgezeichnete Beispiele von Anpassung der Knochenstructur an weit von der Norm abweichende functionelle Verhältnisse, dass ein Zweifel an dem Thätigsein diese Anpassung leistender gestaltender Reactionsweisen überhaupt nicht mehr bestehen kann. Vermissen wir aber solche Anpassung unter Verhältnissen, in denen wir glaubten, sie nach unseren bisherigen Erfahrungen erwarten zu müssen, so wird es unsere Erkenntniss wesentlich bereichern, zu erforschen, aus welchen besonderen Gründen dies sichergestellte Princip im gegebenen Falle nicht zu erkennbarer Wirkung gelangte.]

Digitized by Google

neue einseitige Art der Biegungsbeanspruchung muss eine Aenderung der Knochenstructur und Gestalt nicht nur an der Vereinigungsstelle der beiden Scelettheile, sondern im ganzen Verlaufe derselben bewirken. Eine Andeutung derartiger Umänderung war schon sehr ausgeprägt auf dem Querschnitte des Femur zu erkennen, indem die Compacta vorn und hinten bedeutend verstärkt, an den Seiten dagegen [158] rarificirt war. Sicher waren daher auch an den entfernteren Knochentheilen und -Enden bereits entsprechende Aenderungen vorhanden; da diese Theile aber fehlen, indem das Präparat aus einer Zeit stammt, in der man noch nicht daran dachte, dass jeder Knochen ein functionelles Ganzes bildet, in welchem kein Theil für sich eine wesentliche Aenderung erfahren kann, ohne das Ganze in allen seinen Theilen in Mitänderung zu ziehen, so muss auf diese Einsicht verzichtet werden.

Breslau, August 1884.

Digitized by Google

Nr. **10.**

Kritisches Referat

über

„Das Gesetz der Transformation der Knochen“ [1])

von

Julius Wolff.

1893.

(Berliner klinische Wochenschrift 1893. Nr. 21 u. f.).

Mit 2 Textfiguren.

Inhalt (von Seiten des Referenten).

	Seite
Vielseitigkeit der functionellen Structur des Femur	726
Ursache der Röhrengestalt	728
Typische Biegungsconstruction der Vorderarmknochen des Delphin	727
Es besteht kein „*Streben* zur Erhaltung oder Wiederherstellung der Function“ im Knochen	732, 751, 754
Indirecte Wachsthumshemmung der Scelettheile durch Druck	734
Definition der „Function“ der Knochen	736
Abweichungen von der „functionellen Gestalt“	737
Ungenügende Inactivitätsatrophie bei den Knochen von Sirenen	738
Zeitverhältnisse der functionellen Knochenanpassung	739
Kritik des Beweismateriales für expansives Knochenwachsthum	741
Deutung der Vorgänge bei der Heilung der Knochenbrüche	749

[1]) Berlin 1892, gr. Folio, XIII, 152 S., 12 Tafeln in Lichtdruck.

Digitized by Google

[1] Das Werk Jul. Wolff's über die Transformation der Knochen liegt vor uns in eleganter, durch Beihülfe seitens der Königl. Preussischen Academie der Wissenschaften geförderter Ausstattung.

Der Verfasser hat es sich angelegen sein lassen, durch vollkommene Durcharbeitung, übersichtliche Gliederung des Stoffes und klare Darstellung in guter Sprache dieser eleganten äusseren Form auch im Innern zu entsprechen.

Das Buch ist im Wesentlichen eine Zusammenfassung der hauptsächlichsten früheren Specialarbeiten des Verfassers, des bekannten unermüdlichen, zielbewussten Forschers auf theoretischem und practischem Gebiete der Erforschung und Verwerthung des Wachsthums und sonstigen Lebens der Knochen. Wir begrüssen es dankbar, dass Wolff sich der Mühe unterzogen hat, die bisherigen Früchte seiner Lebensarbeit einheitlich zusammenzufassen und dieselben geläutert und unter einem höheren Gesichtspuncte vereinigt uns darzubieten, und dass die Academie der Wissenschaften die Ausstattung des Werkes mit photographischen, im Lichtdrucke reproducirten und so möglichst naturgetreuen Abbildungen der vielen vom Verfasser gesammelten, überaus lehrreichen Präparate unterstützt hat.

Das Werk ist sowohl von practischer wie theoretischer Bedeutung. Mir als Theoretiker liegt es ob, blos den theoretischen Theil desselben zu würdigen; und da ich aufgefordert bin, das Werk eingehend zu besprechen, glaube ich, mich nicht damit begnügen zu dürfen, die bleibenden Errungenschaften dieses inhaltreichen Werkes zu schildern; sondern ich glaube den Verfasser damit zu ehren, wie den berechtigten Anforderungen der Leser dieser Zeitschrift zu entsprechen und zugleich der Wissenschaft zu nützen, wenn ich dabei nicht den Maassstab des Freundes, sondern den der reinen strengen Wissenschaft anwende und diejenigen Stellen nicht mit Stillschweigen übergehe, an die noch Widerspruch sich heften kann. Dies erscheint um so angezeigter, als der Verfasser eine unverkennbare Neigung zur apodictischen Aeusserungsform besitzt und diese Form anwendet auch bei Gegenständen, über welche unsere und seine Kenntnisse

Digitized by Google

noch sehr lückenhaft sind. [2] Doch sei gleich hinzugefügt, dass durch die zu machenden, mehrfachen Einwendungen der Werth des Buches im Ganzen nicht beeinträchtigt wird, obschon sich mein Widerspruch bei mancher an sich wichtigen Frage regen wird; denn gleichwohl betrifft er keinen Gegenstand, der für die Richtigkeit der Tendenz des gesammten Werkes so wesentlich wäre, dass mit dessen Verneinung auch der wesentliche Gedankengang des ganzes Buches alterirt würde.

Dieser Gedankengang ist dem Referenten, der selber das gleiche Thema wiederholt behandelt hat, so geläufig, dass ihm in Folge dessen manches bereits als selbstverständlich erscheint, was Wolff in seinem, wie er selber sagt, in erster Linie für Chirurgen bestimmten Werke ausführlich und mit grossem Nachdruck darlegt und begründet, so dass die volle Würdigung dieser Theile besser dem zweiten Referenten überlassen bleibt.

Der Inhalt des Buches dreht sich im Wesentlichen um die von Wolff im Jahre 1871 gemachte fundamentale Entdeckung, dass die Knochen sich in ihrer Structur neuen statischen Bedingungen, das heisst neuen Druck- und Zugeinwirkungen derart anzupassen vermögen, dass in genügend langer Zeit der Knochen die dieser neuen Functionsweise vollkommen entsprechende, zweckmässigste Structur und Gestalt erlangt.

Diese Thatsache wird in dem Buche nach allen practischen und theoretischen Consequenzen hin mit Geschick und Fleiss verfolgt und verwerthet. Nach der theoretischen Seite ist die Verwerthung früher bereits vom Referenten geschehen in seiner Schrift: „Der Kampf der Theile im Organismus"; und dabei war die damals vorliegende empirische Arbeit Wolff's einer der Grundsteine für die aufgestellte Theorie der functionellen Anpassung.

Unter dem Transformationsgesetz der Knochen versteht nun Wolff nicht, wie man wohl zunächst erwarten möchte, ein Gesetz der allmählichen Umbildung der Knochen vom Anfang ihrer normalen Entwickelung an, sondern blos das Gesetz derjenigen Aenderungen, welche für alle Organe von mir als „functionelle Anpassungen" bezeichnet worden sind; darunter sind zu verstehen die Anpassungen

Digitized by Google

der Organe an Functionen durch Ausübung dieser Functionen. Die functionelle Anpassung stellt ein Princip der directen Selbstgestaltung des Zweckmässigen dar.

Da die functionelle Anpassung der Knochen sich den vom Ref. formulirten allgemeinen Gesetzen der functionellen Anpassung einordnet und von Wolff die dabei dem Knochengewebe als solchem eigenthümlichen Vorgänge dieser Anpassung nicht ermittelt worden sind, so lag eine wissenschaftliche Veranlassung nicht vor, noch einen besonderen Namen einzuführen; sondern die Arbeit Wolff's hätte sich an das Bekannte und Recipirte am einfachsten unter dem für sich verständlichen Titel: „Die functionelle Anpassung der Knochen" angeschlossen.

Wolff definirt das „Gesetz von der Transformation der Knochen" als „dasjenige Gesetz, nach welchem im Gefolge primärer Abänderungen der Form und Inanspruchnahme, oder auch blos der Inanspruchnahme der Knochen, bestimmte, nach mathematischen Regeln eintretende Umwandlungen der inneren Architectur und ebenso bestimmte, denselben mathematischen Regeln folgende secundäre Umwandlungen der äusseren Form der betreffenden Knochen vollziehen."

Verf. schildert zunächst die normale Knochenarchitectur des coxalen Femurendes und ihre Bedeutung, deren Wesen darin besteht, dass mit einem Minimum von Materialaufwand die zweckmässigste Form dar- [3] gestellt wird; das Femur wie die anderen Knochen stellen in ihrer Structur eine Vollkommenheit dar, die von der construirenden Technik nie erreicht, sondern die nur theoretisch abgeleitet werden kann.

Bei der speciellen Schilderung der Structur des Oberschenkels wird naturgemäss die Bedeutung dieser Structur als einer Krahnenconstruction also seine Stützfunction des Körpers gegen die Schwerkraft sorgfältig erörtert. Nur gelegentlich findet sich daneben eine flüchtige Andeutung Culmann's erwähnt, des Inhalts, dass der Oberschenkel auch noch anderer Inanspruchnahme Widerstand zu leisten vermag. Es hätte sich um die Vollkommenheit der

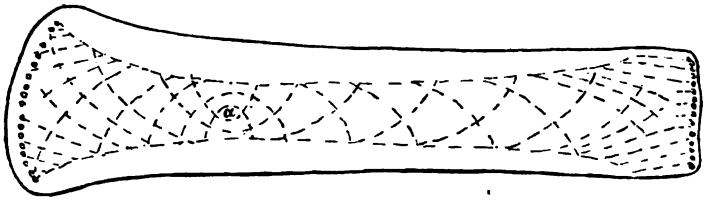
Digitized by Google

Leistungen des structurellen Principes an allen Knochen darzuthun, wohl empfohlen, an diesem einzigen behandelten Beispiele auch den structurellen Ausdruck dieser anderen Functionen nachzuweisen, zumal da durch dieselben erhebliche Abweichungen von der reinen Krahnenconstruction hervorgerufen worden sind: denn eine reine, der Biegungsbeanspruchung blos in einer Ebene angepasste Krahnenconstruction würde allenthalben rechtwinkligen Querschnitt haben und blos an der Zug- und Druckseite Compacta darbieten, an den beiden „Seitenflächen" aber ohne Compacta, somit eigentlich offen sein, ähnlich wie nach meiner Beobachtung die wesentlich der Biegungsbeanspruchung in einer einzigen Fläche angepasste Construction des Radius des Delphin solches darbietet, wobei die Seitenflächen nur durch eine ganz dünne Abgrenzungsschicht geschlossen sind, während an den Hauptflächen die Compacta sehr dick ist[1]) (s. S. 689 Anm.). Ferner

[1]) Diese nach den functionellen Verhältnissen von mir erwartete und danach beobachtete Biegungsconstruction für Biegungsbeanspruchung wesentlich blos in einer Fläche an dem Radius der Sirenen (des Delphin), ist in einer Weise typisch ausgebildet, wie sie noch an keinem sonstigen Scelettheil beobachtet worden ist, auch nicht am Sternum der Säuger, weil keiner so vollkommen die dazu geeigneten functionellen Verhältnisse darbietet. Deshalb sei sie hier noch durch einige Abbildungen demonstrirt.

Fig. 1 zeigt den mittleren, in der Richtung der Biegungsbeanspruchung geführten Längsschnitt des Radius eines Delphin in natürlicher Grösse, die Ulna bietet auf dem entsprechenden Längsschnitt wesentlich dasselbe Verhalten dar. In

Fig. 1.



Radius des Delphin, Längsschnitt in Richtung der Biegungsbeanspruchung.

dem Umriss sind in schematischer Weise die Richtungen der Spongiosazüge eingetragen; dieselben sind in natura vollkommen deutlich und ohne jede Mühe zu erkennen; die Substantia compacta ist ringsherum weiss gelassen. Die Bedeutung solcher

Digitized by Google

ist die Röhrengestalt des Oberschenkelschaftes ein einer reinen Krahnenconstruction vollkommen fremdes Motiv; sie ist durch die

Biegungsconstruction wurde S. 683 dargelegt. Hier sei nur vom Speciellen noch einiges hinzugefügt.

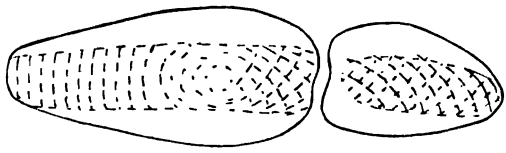
Die Biegungsflächen oder Hauptflächen, welche von der Biegungseinwirkung direct betroffen werden, sind mit sehr starker Compacta versehen, welche sich dann nach innen zu allmählich in die Spongiosa auflöst und so die typisch gerichteten Spongiosazüge hervorgehen lässt. Letztere bilden zwei rechtwinkelig sich kreuzende Bogensysteme, je eines fast rechtwinkelig gegen eine der beiden Compactalagen auslaufend. Im Mittelpuncte der Construction a, also an der „entlasteten" Stelle ist der Canalis nutritius. Da beide Knochen proximal dicker sind als distal, so ist auch die Construction dem angepasst und der Nullpunct proximal von der Mitte der Länge gelagert.

Unter den überknorpelten Berührungsflächen mit den proximalen und distalen Nachbarscelettheilen liegt eine viel dünnere Lage von Compacta, auf welche eine rund- und sehr kleinmaschige Spongiosa (Spongiosa globata) folgt (entsprechend dem S. 685 Anm., 709 u. 719 Anm. dargelegten Principe); in diese strahlt die Endauflösung der Compacta der beiden Hauptflächen divergirend als Stützbalken in Form von spongiosa tubulosa, weshalb hier auch kein rechtwinkelig dazu stehendes System nöthig und vorhanden ist, hinein. Dies ist die Druckconstruction zur Druckaufnahme von den, resp. zur Druckfortpflanzung auf die anderen Scelettheile.

Weiter nach innen folgt die Spongiosa der reinen Biegungsconstruction mit ihren typisch gebogenen Spongiosazügen. Entsprechend der stetig geringer werdenden relativen Beanspruchungsgrösse (s S. 680 Anm.) findet sich zunächst noch Spongiosa tubulosa incompleta, dann Spongiosa lamellosa und nahe dem Nullpunct Spongiosa trabeculosa (siehe S. 705); gleichzeitig nimmt auch die Maschenweite der Spongiosa zu.

Figur 2 zeigt die mittleren Querschnitte beider Vorderarmknochen. Es tritt wieder die grosse Dicke der Compacta an den „Biegungsflächen" hervor, während

Fig. 2.



Radius Ulna des Delphin, im Querschnitt.

an den „Seitenflächen" des Radius die Spongiosa bis an die Oberfläche geht und nur durch eine ganz dünne continuirliche Lage abgeschlossen ist, entsprechend der Ausführung S. 689 Anm. Bei der Ulna dagegen ist nur an der inneren Seitenfläche keine eigentliche Compacta vorhanden, aber doch eine recht dichte Spongiosa, während auf der Radialseite eine dicke, fast ganz dichte Knochenanlage sich findet, deren Bedeutung nur bei genauer Berücksichtigung der Bewegungsart und sonstiger stattfindender Einwirkungen erkannt werden kann. Das gilt auch für die Spongiosa

Digitized by Google

Biegungsbeanspruchung nach anderen Richtungen, hier insbesondere durch Biegungsbeanspruchung auch nach vorn und hinten statt blos nach innen bedingt (s. S. 364); durch diesen Wechsel der Biegungsrichtungen ist auch das gelegentliche Vorkommen einer ein- oder zweifachen Röhrenlamelle im Innern des Knochens veranlasst. Zu diesen Abweichungen von der Krahnenconstruction kommen dann noch abweichende äussere Gestaltungen und innere Bälkchensysteme, welche durch die Einwirkung sich ansetzender Muskeln bedingt sind[1]).

Der an sich richtig geschilderte Verlauf der Knochenbälkchen in der neutralen Faserschicht mitten zwischen der Zug- und Druckseite des oberen Oberschenkelendes erscheint mir dagegen nicht richtig gedeutet. Wolff sagt nämlich, weil hier weder Druck noch Zug stattfinde, müsse hier eine gewissermaassen „indifferente", neutrale Structur aus senkrecht und parallel zur Axe stehenden Bälkchen sich finden. Es leuchtet dagegen ein, dass wenn daselbst wirklich weder Druck noch Zug stattfände, daselbst überhaupt keine Bälkchen vorhanden sein dürften. Das Richtige ist nach meiner

der Querschnitte. Diese zeigt in der Ulna zwei gebogene, rechtwinkelig sich kreuzende und schief zur Mittellinie des Querschnittes stehende Systeme. Dasselbe ist auch noch ulnarwärts im Radius der Fall, während lateral ein quer, die beiden Compactae verbindendes System von dichter Spongiosa tubulosa incompleta sehr ausgeprägt sich findet, weshalb wiederum das bei Spongiosa lamellosa und trabeculosa stets sich findende zweite, rechtwinkelig zu den Hauptbälkchen stehende System fehlt, da die tubulöse Form dies nicht nöthig hat (s. S. 705); die mittlere Gegend zwischen diesen beiden Abschnitten des Radius dagegen hat keine unzweifelhaft hervortretende Hauptrichtungen, und ist daher diese Stelle der Zeichnung nur als annähernd richtig anzusehen.

Ich fasse die schrägen Bogenzüge auf dem Querschnitte als dadurch bedingt auf, dass die Flosse nicht rechtwinkelig zu ihrer Hauptfläche durch das Wasser bewegt, sondern zugleich derartig gedreht wird, dass ihre Längsmittellinie statt einer Ebene etwa einen Kegelmantel beschreibt, dessen Axe zum Theil durch die Ulna hindurchgeht. Auf den in der Hauptbiegungsrichtung geführten Längsschnitten, wie z. B. Fig. 1, kann diese Art der Bewegung auch bei der Ulna keine hervortretende Wirkung auf die Structur ausüben, wohl aber auf den Querschnitten.

Diese Structur ist also eine prächtige Bestätigung der zweckmässigsten Gestaltung nicht blos in den Richtungsverhältnissen, sondern auch in der Verwendung der von mir unterschiedenen Spongiosatypen entsprechend der gegebenen Definition ihrer speciellen functionellen Bedeutung (s. S. 703 u. f.).

[1]) Hierüber siehe auch S. 736 und Rauber, Elasticität und Festigkeit der Knochen 1876, sowie Zschokke, Weitere Untersuchungen über das Verhältniss der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenscelets 1892, S. 16.]

Digitized by Google

Auffassung, dass die Druck- und Zugbalken diese Fläche unter Winkeln von 45° schneiden (wie eine gedachte mittlere Längslinie in Fig. 1 S. 727); und dass wir in dieser Schnittfläche den Durchschnitt dieser Balken als senkrechtes System sehen; die Theile dieses Systems sind dann wie überall durch rechtwinkelig darin stehende Bälkchen gegeneinander gestützt (siehe S. 728 Fig. 2 links im Radius).

Da ferner Wolff die Erörterung der speciellen structurellen Principien auf das Femur beschränkt, und zwar blos auf das rechtwinkelige Bälkchensystem desselben, wird die Basis seiner Auseinandersetzungen eine zu schmale, indem die Darstellung der anderen constructiven Principien fehlt, obgleich dieselben sich auch bei der Anpassung des Knochens an neue Verhältnisse, besonders als Vorstufen der Vollendung oft vorfinden. Das betrifft nach der vom Ref. gegebenen (s. S. 702—710) vollständigen analytischen Uebersicht aller Formen von „structurellen Elementar- [4] theilen" die Knochenröhrchen (Tubuli ossei) und von „Formationen der Spongiosa" dem entsprechend die Spongiosa tubulosa, ferner die rundmaschige, bei Wechsel der Beanspruchungsrichtung nöthige Spongiosa globata und ovata, sowie die Spongiosa inordinata.

Nach der normalen Knochenstructur erörtert Wolff die Transformationen der inneren Architectur und der äusseren Gestalt der Knochen.

Er berührt dabei kurz die normalen Gestaltumbildungen, um danach eingehender „diejenigen Abänderungen der Form und Architectur in's Auge zu fassen, welche eintreten, wenn die Knochen, sei es eines jugendlichen oder erwachsenen Individuums, unter Verhältnissen functioniren, welche von der Norm abweichen".

Er theilt diese, zuerst von ihm richtig gedeuteten Aenderungen ein in „Umänderungen der Architectur und Form, welche bei pathologischen Aenderungen der Knochenform in Folge der dadurch bedingten Aenderungen der Function entstehen, und in solche, welche blos durch geänderte Inanspruchnahme der Knochen hervorgerufen werden". In beiden Fällen entstehen bei genügend langer Zeit die diesen neuen Functionsweisen entsprechendsten äusseren Formen und inneren Structuren. Er resumirt:

Digitized by Google

„Dieser Betrachtung kommt eine grundlegende Bedeutung für die Lehre von den Deformitäten zu. Indem nämlich die Natur in der soeben beschriebenen Weise verfährt, indem sie bei blossen Störungen der Inanspruchnahme eines Knochens die Form desselben abändert, erzeugt sie dasjenige, was wir eine Deformität, und zwar eine Deformität im engeren Sinne des Wortes nennen." „Wir haben fortan in diesen Deformitäten nichts anderes zu sehen, als den Ausdruck der „functionellen Anpassung" der Knochen an die veränderte statische Inanspruchnahme des deformen Gliedes."

Darauf folgt dann die wichtige Anwendung dieses, das Zweckmässige schaffenden Gestaltungsprincipes zur Heilung von Deformitäten durch geeignete absichtlich herbeigeführte Abänderungen der statischen Inanspruchnahme der Knochen, ein Princip, dessen geschickter Verwerthung der Verfasser ungeahnte practische Erfolge auf dem Gebiete der vom Ref. sogenannten „functionellen Orthopädie" s. II S. 160) verdankt. Die Besprechung dieser Erfolge bleibt dem Fachmann vorbehalten.

Wolff bringt dann in der speciellen Beschreibung und Deutung zahlreicher, in der angegebenen Weise naturgetreu abgebildeter, ausgezeichneter Beispiele von in diesem Sinne veränderten Knochen ein reiches Beweismaterial für die Wirksamkeit der vorher erörterten Principien.

Darauf schreitet Wolff zur Erklärung der Umänderungen weiter und schliesst sich dabei der vom Ref. aufgestellten Theorie der functionellen Anpassung an (s. Nr. 4), welche auf der trophischen Wirkung der functionellen Reize (bei den Muskeln auf der trophischen Wirkung der Vollziehung der Function) beruht. Den Knochen angehend, besteht diese Wirkung nach den Darlegungen des Ref. darin, dass durch die bei der Tragfunction des Knochens in demselben entstehenden Zug- und Druckspannungen, also molecularen Erschütterungen, die der Knochensubstanz anliegenden resp. eingefügten specifischen Zellen zur Knochenbildung (Apposition) angeregt werden; während an den Stellen, wo solche Spannungen lange Zeit ausbleiben oder nur in geringer Intensität stattfinden, Resorption des Knochens,

Digitized by Google

Inactivitätsatrophie desselben stattfindet. An den bei Aenderung der Function eines Knochens resp. Knochen- [5] bälkchens, -Blättchens oder -Röhrchens stärker belasteten Stellen desselben wird also Knochenanbildung, an den entlasteten Stellen Schwund eintreten und so allmählich der Knochen eine der neuen Function entsprechende Structur und Gestalt erlangen (s. II S. 221). Das Specielle betreffende Abweichungen Wolff's von dieser Auffassung werden weiter unten erwähnt werden.

Wolff gedenkt zunächst, historisch vorgehend, einiger eigener bezüglicher Aeusserungen, welche er als Vorläufer meiner Auffassung betrachtet. Er sagt S. 76: „Alle Stoffzunahme des Knochens und ebenso aller Schwund von Knochensubstanz ist (NB. beim erwachsenen Individuum) ausschliesslich von den statischen Bedingungen abhängig, unter welchen der Knochen sich befindet." Diese etwas unbestimmte Auffassung erhält genaueren Inhalt durch die folgenden Worte: „Das Agens dieses Abhängigkeitsverhältnisses ist bei physiologischen Zuständen das Streben zur Erhaltung der Function, d. i. der statischen Diensttauglichkeit des Knochens, bei pathologischen Knochenkrümmungen das Streben zur Wiederherstellung der Function. Hier ist also die erste Idee dessen, was Roux später treffend den trophischen Reiz der Function genannt hat, von mir ausgesprochen worden." Die vorstehend durch gesperrten Druck markirten Worte Wolff's kann ich jedoch nicht billigen; und dass ein „Streben" zur Erhaltung oder zur Wiederherstellung der Function in den Knochen vorhanden sei, steht in directem Gegensatze zu der von mir gegebenen, rein mechanischen Erklärung, [nach welcher sogar für das „ganze Individuum" unzweckmässige, ja nachtheilige Bildungen in Folge der functionellen Anpassung entstehen (s. S. 352), sofern der Knochen unter abnorme Functionsbedingungen gebracht wird und daher diesen sich anpasst. Von einem im Knochen selber liegenden, sei es auch mechanischem „Streben zur Erhaltung und Wiederherstellung" der Function etwa vergleichbar der „Regenerationsfähigkeit" niederer Thiere ist beim „Menschen" nach Ablauf der embryonalen Periode selbstständiger immanenter Bildungskräfte

Digitized by Google

nichts zu bemerken; sondern der Knochen formt beim Erwachsenen blos mechanisch unter den äusseren Einwirkungen, ihnen sich anpassend. Dies geht schon daraus hervor, dass bei vollkommener Ruhigstellung durch zu gut liegenden Verband die Heilung der Fracturen verzögert wird, während selbstständiges Regenerationsbestreben dabei gerade sich am besten bethätigen könnte.]

Zugleich sei ein kleiner historischer Irrthum berichtigt. Wolff nimmt an, dass meine Schrift über den Kampf der Theile im Organismus auf Anregung oder unter Verwendung von du Bois-Reymond's Rede über die Uebung entstanden sei; mein Buch erschien jedoch am Anfang Februar desselben Jahres, in dessen Monat August du Bois-Reymond seine Rede über die Uebung hielt; auch citirt du Bois-Reymond, wenn auch nicht meine Schrift selber, so doch ein bereits erschienenes Referat über dieselbe.

Ueber die histologischen Vorgänge bei der functionellen Knochenumformung hat Wolff keine Untersuchungen angestellt; er musste sich daher mit dem Hinweis begnügen, dass sie noch unbekannt sind und citirt eine bezügliche frühere Aeusserung von sich des Inhaltes, „dass die neu entstehenden Knochenpartien sich aus jedem beliebigen Bindegewebe bilden können und müssen, welches zufällig an irgend einer Stelle liegt, in welche die „Richtungen" des durch die veränderte Inanspruchnahme veränderten Druckes und Zuges fallen." Der erste Theil dieses Satzes bedürfte, wie mir scheint, zunächst eines Beweises und der zweite Theil ist in dieser Formulirung sicher unzutreffend.

Verfasser bespricht dann im vierten Abschnitt des Buches die Ursachen der Knochenformen, zunächst historisch, dann kritisch. Dieser Kritik kann ich nicht überall zustimmen. So wird z. B. als „wesentlich zutreffend" die Auffassung Reichert's bezeichnet, dass im sich entwickelnden Organismus sich die Bestandtheile überall in gegenseitiger genauer Berührung finden, dass gleichwohl aber von einer mechanischen Einwirkung aufeinander nicht die Rede sein könne.

Die ältere Auffassung, dass vermehrter Druck wachsthumhem-

Digitized by Google

mend, Druckentlastung wachsthumfördernd wirke, die Wolff kurz als Drucktheorie bezeichnet, wird von ihm total verworfen. Dies geschieht ohne Rücksicht darauf, dass (nach Meinung des Ref.) in der jugendlichen Periode des selbstständigen Knorpelwachsthums und der diesem nachfolgenden Knochenbildung[1]), diese Annahmen [6] wohl zutreffend sein werden, und dass der Widerspruch daher gegenwärtig nur auf die Periode des functionell ausgelösten Knochenwachsthums (s. S. 348), und zwar noch dazu blos des nicht „einem vorausgegangenen Knorpelwachsthum nachfolgenden"[2]), sich zu beschränken habe; danach gilt die von Wolff vertretene entgegengesetzte Ansicht schliesslich blos für die nicht „in Richtung" des Druckes und Zuges selber, sondern in „rechtwinkelig" dazu stehender Richtung erfolgende

---

[1]) Auf diese Weise werden auch die *Gelenkformen der Knochen* hervorgebracht. Ueber die besonderen Momente, welche dabei noch betheiligt sind, habe ich mich auf der Naturforscherversammlung zu Wien, Sept. 1894 (Verhandlungen der Ges. d. Naturf. u. Aerzte, 2. Theil, Bd. II. S. 365), in der Discussion zu dem Vortrage des Herrn Dr. Boegle über die geometrische Entstehung der Gelenkformen in folgender Weise geäussert, was, meine früheren Ausführungen (S. 354 u. 376) etwas ergänzend, hier mitgetheilt sei:

„W. Roux bemerkt, dass die Ableitung der Gelenkformen durch Herrn Boegle keine Beziehungen zur wirklichen Genese derselben, weder zur Onto- noch Phylogenese habe. Es sind keine festen Erzeugungslinien vorhanden, durch deren Bewegungen bestimmte Gestaltung von Gelenktheilen erzeugt würde; sondern Kopf und Pfanne passen sich gegenseitig an einander an. Die Gelenkform ist abhängig von den immanenten Wachsthumstendenzen der Scelettheile (des Knorpels) und von der Anordnung der sie gegen einander bewegenden Muskeln, wie Roux schon durch Experimente ermittelt hat. Scelettheile und Muskeln wirken beide auf einander anpassend. Kugelgelenke finden sich blos da, wo die Muskeln derartig angeordnet sind, dass sie Bewegungen um unendlich viele Axen hervorbringen; die Spiral- und Schneckenformen sind dadurch bedingt, dass unsere Muskeln nicht zu vollkommenen Antagonistengruppen geordnet sind, sondern dass die Antagonisten etwas schief zu einander oder excentrisch gerichtet sind. Ontogenetisch ist die Hauptform der Gelenke vererbt und entsteht ohne Muskelwirkung; aber die feinere Ausgestaltung und besonders die „Anpassung" bei „Variationen" der Scelettheile oder der Muskeln erfolgt durch die Muskelwirkung bei Bewegungen, aber weniger durch Abschleifen als durch Druck, indem an den Stellen stärksten Druckes das Wachsthum des Knorpels gehemmt wird, an Stellen geringeren Druckes stärker stattfindet, bis gleicher Druck auf den verschiedenen Stellen derselben Fläche hergestellt ist."

[2]) Bezüglich dessen siehe die Erörterung über Entstehung der keilförmigen Gestalt der Wirbelkörper bei Scoliose. II. S. 48 Anm.]

Digitized by Google

Anbildung von Knochen. Ferner fehlt die weitere vom Ref. formulirte Beschränkung (s. HOFMANN-SCHWALBE's Jahresber. der Anatomie 1887, S. 765, ROUX' Referat über KRAUS), dass der Knochen blos an den mit „Knorpel" bedeckten Flächen starken Druck „dauernd" aufzunehmen vermag; während an Stellen, wo viel schwächerer Druck dauernd auf mit „Periost" oder „Endost" bekleidete Flächen stattfindet, Schwund des Knochens an dieser Druckaufnahmefläche die Folge ist, sofern die Grösse des Druckes nicht eben unter einer gewissen Grenze liegt, so z. B. nicht geringer ist als der mittlere Blutdruck in der Vena jugularis interna am Foramen jugulare, dessen Weite bei gesteigertem Druck vergrössert wird.

Bei der beabsichtigten „mathematischen" Widerlegung der Drucktheorie kommen als Beweismaterial mehrere mir nicht zulässig scheinende Begründungsweisen vor, so:

„Seit CULMANN's Entdeckung der Analogie des Verlaufes der Bälkchen in der spongiösen Knochenregion mit den Richtungen der Druck- und Zuglinien der graphischen Statik wissen wir, dass vermehrter Druck die Knochensubstanz nicht zum Schwunde, sondern im Gegentheil zur Ausbildung bringt, und dass das Maass der Anbildung an jeder einzelnen Stelle direct proportional der Stärke des Belastungsdruckes ist, weil in dem Grade, in welchem der Druck verstärkt wird, mehr Material erforderlich ist, um dem Druck Widerstand leisten zu können." „Wir wissen, dass eine Druckentlastung nicht Anbildung, sondern im Gegentheil Schwund von Knochensubstanz bewirkt, weil an den vom Druck entlasteten Stellen die Knochensubstanz statisch überflüssig sein würde". Diese causalen Ausdrucksweisen sind nicht correct.

Verfasser spricht ferner ganz allgemein aus, dass die Stellen stärksten Druckes und dem entsprechend stärkster Knochenanbildung fern von den Berührungspuncten des belastenden und belasteten Knochens lägen; dies gilt jedoch blos für die Spannungsvertheilung, bei Biegungbeanspruchungen und ist bei reinen Druck- oder Zugbeanspruchungen anders, oft geradezu umgekehrt. Dieser Irrthum wird dann auch bei der Erörterung der Folgen von Abwei-

Digitized by Google

chungen der Druckstellen von der Norm verwendet, obgleich bei Aenderung selbst einer Biegungsbeanspruchung die Aenderung der Druck- und Zugvertheilung in der Nähe der geänderten Druckaufnahmefläche am stärksten ist.

Darauf erörtert Wolff die vom Ref. sogenannte *„functionelle Gestalt"* (s. II, S. 213, I, S. 361, 436, 690, 700 und 763) der Knochen, deren Princip Wolff schon vorher annähernd erkannt und ausgesprochen hatte; er verweist darauf, dass nach seinen pathologischen Präparaten solche einer Function entsprechende Gestalt auch in ganz neuen Verhältnissen entstehen kann. Zugleich wird die Absicht Hoffa's, an Stelle der Bezeichnung „functionelle Gestalt" die für den Knochen vom Ref. als Synonym gebrauchte Bezeichnung: „statische Gestalt" einzuführen, „weil die der statischen Inanspruchnahme entsprechende Knochenform sich auch an den Knochen gelähmter und somit nicht functionirender Glieder herausbildet", zurückgewiesen. Ich ersehe aus dieser Aeusserung Hoffa's, dass derselbe meine Bezeichnung „functionelle Gestalt" missdeutet hat; denn sie bezeichnet nicht blos die Anpassung der Knochengestalt an das Fungiren des „ganzen" Gliedes, also an die „Thätigkeit" der [7] Muskeln und an die mit ihrer Hülfe hervorgebrachten „Belastungen", sondern sie bezeichnet das Fungiren des Knochens an sich (s. S. 120); und dies findet auch an gelähmten Gliedern durch Spannung und Schwere umgebender Theile statt (s. S. 294, 761). Da aber die Function der Knochen als Stützorgane stets eine statische ist, so können wir in diesem Sinne von einer statischen Gestalt und Structur der Knochen reden; wie Ref. im Unterschied dazu bei Hohlmuskeln von einer „dynamischen" Gestalt und Structur gesprochen hat. Für alle bezüglichen Organe passend hat Ref. deshalb den allgemeinen Namen der „functionellen" Structur und Gestalt eingeführt und damit bezeichnet, dass Structur und Gestalt bei diesen Organen vollkommen der besonderen Function derselben angepasst sind; dass „Gestalt und Structur somit rein der Ausdruck der specifischen Function dieser Gebilde sind (s. S. 357, 436, 462, 678).

Digitized by Google

Dies ist aber nur bei wenigen Organen (z. B. den Fuss- und Handwurzelknochen, den Phalangenknochen, den Gehörknöchelchen, der Gallenblase, dem linken Herzventrikel, dem Trommelfell) ganz oder fast ganz der Fall. Bei den meisten Organen sind durch äussere, nicht functionelle Einwirkungen bedingte erhebliche Abweichungen von dieser Gestalt und Structur veranlasst worden; auf welche vom Ref. durch eine beschränkende Aeusserung nach der Art der Definition sogleich hingewiesen worden ist (s. S. 701, vergl. dagegen S. 661 u. f.).

Indem Wolff sagt, „dass die normale s. functionelle Knochenform die für die normale Function einzig und allein mögliche ist", sagt er also zu viel. Die Tibia hat z. B. keine rein functionelle Gestalt, da sie statt des ihrer Function entsprechenden mehr elliptischen Querschnittes durch den Druck der anliegenden Muskeln einen dreieckigen Querschnitt erhalten hat. Trotz dieser nicht functionellen Gestalt fungirt sie aber vollkommen gut; blos unter Aufwand von etwas mehr Knochensubstanz als bei vollkommen functioneller Gestalt nöthig wäre; und die Structur passt sich dann dieser Gestalt und der dadurch bedingten Druck- und Zugvertheilung vollkommen an.

Aeussere Abweichungen von der „functionellen Gestalt" der Knochen sind überwiegend häufig. Doch kommen, wie ich beobachtet habe, auch innere Abweichungen vor. So ist beim Rind und Schaf die Markhöhle, besonders stark in den Phalangen- und Metatarsusknochen, auf Kosten der rein statischen Structur entwickelt; und stellenweise findet sich daher sogar nach innen von der Spongiosa eine Lage Compacta. Ich vermuthe, dass diese Abweichungen von der statischen Structur durch die festere Consistenz des Knochenmarkes oder vielleicht noch zugleich durch eine besondere Function desselben, welche seine Vermehrung nöthig macht, bei diesen Thieren bedingt sind. Beim Schwein und Pferd, welche gleich uns weiches Knochenmark haben, findet sich dies Verhalten nicht; sondern beim Pferd ist umgekehrt eine Markhöhle selbst in der Tibia kaum vorhanden, wofür ich die Ursache in den heftigen Stössen,

Digitized by Google

welche ihre Richtung strenger fortpflanzen, vermuthe (siehe S. 710 Anm.); auch kommt bei verschiedenen Menschen eine grössere oder geringere Ausdehnung der Markhöhle vor; Verschiedenheiten, die ich auf die Gewohnheiten ruhigeren Gehens resp. häufigeren Springens zurückführen möchte.

Eine durchaus anders bedingte Abweichung von der functionellen inneren Gestalt resp. Structur findet sich nach meiner Auffassung bei Sirenen, indem deren Knochen im Bereiche der Diaphyse in grosser Ausdehnung durch und durch compact sind, also der Spongiosa und Markhöhle entbehren (z. B. Rhytina, Halitherium Schinzi) [s. S. 442], während an anderen Stellen desselben Knochens, z. B. an dem vertebralen Ende der Rippen [8] des Halitherium, wie ich später wahrzunehmen Gelegenheit erhielt, eine Spongiosa mit deutlicher, wenn auch nicht sauber ausgearbeiteter functioneller Structur vorhanden ist. Bei Halicore ist die Compacta des Rippenkörpers zwar noch ausserordentlich dick, umschliesst aber schon eine Spongiosa, die am vertebralen Ende vollkommen functionelle Structur besitzt. Dieses von dem unserer Knochen abweichende Verhalten scheint mir dadurch bedingt, dass bei ersteren Thieren trotz des Vorkommens von Knochenresorption, wie sie schon am einzelnen Organ in der Bildung der Canäle für die Einlagerung der vorhandenen secundären Haverischen Lamellensysteme sich bekundet, der Mechanismus der Inactivitätsatrophie der Knochen, d. h. des Auflösens entlasteter Knochensubstanz, noch kaum ausgebildet ist. Bei Halicore ist dieser letztere Mechanismus dagegen wohl schon viel thätiger, wenn schon er in seinen Leistungen weit hinter denen bei uns zurückbleibt. Dagegen ist aus der functionellen „äusseren" Gestalt von Knochen der Sirenen zu schliessen, dass wenigstens das Princip der Activitätshypertrophie gut thätig ist. Es fehlt also den Knochen der Sirenen noch in höherem oder minderem Maasse das zur Herstellung einer leistungsfähigen Structur mit dem Minimum an Material nöthige „Gleichgewicht zwischen der Activitätshypertrophie und der Inactivitätsatrophie", resp. das nöthige Verhältniss der Wirkungsgrösse beider Principien.

Digitized by Google

Diese häufigen Abweichungen von der rein functionellen Gestalt und Structur bekunden, dass die normale Knochenform nicht die „einzig mögliche" für die normale Function ist.

Im fünften Abschnitt spricht Wolff von der „Transformationskraft" und ihrer Verwerthung als einer „therapeutischen Kraft". Diese Kraft definirt Wolff folgendermaassen: „die Kraft, mittels welcher sie also, je nach der geschehenen Abänderung des Gebrauches und Nichtgebrauches ein Mal die normale Form und Architectur der Knochen in eine abnorme, und das andere Mal umgekehrt die abnorme in eine normale umwandelt, nennen wir die Transformationskraft im weiteren Sinne des Wortes". An anderer Stelle nennt er sie eine „Naturkraft", die die Knochen zu gestalten vermag.

Als Theoretiker kann ich dieser Bezeichnung in keiner Beziehung zustimmen. Von einer besonderen umbildenden Kraft kann hier nicht gesprochen werden; und Wolff würde dadurch mit seinen früheren Aeusserungen in Widerspruch gerathen, in denen er sich meiner Theorie der functionellen Anpassung angeschlossen hat.

Ich nehme also an, Wolff hat mit dieser nicht passenden Bezeichnung blos einen Hülfsausdruck zu geben gewünscht, um in Kürze von der Grösse der Leistungfähigkeit des functionellen Anpassungsvermögens sprechen zu können. Diese Grösse scheint Wolff sehr zu überschätzen, indem er sagt: „Die Transformationskraft ist aber eine therapeutische Kraft von unermesslicher Grösse. Ich nenne sie unermesslich gross, weil es ihr gegenüber keinen Widerstand giebt". „Der Härtegrad des Knochens, seine Elasticität, seine Comprimirbarkeit, seine Dehnbarkeit und seine Altersverhältnisse kommen dieser therapeutischen Kraft gegenüber ganz und gar nicht in Betracht. Der allerhärteste Knochen der Erwachsenen verhält sich ihr gegenüber nicht anders als der Knochen des Kindes, ja man darf bildlich sagen, nicht anders als wäre er von Wachs".

Es fehlt gegenwärtig noch sehr zu Bestimmungen über die Zeit, welche zur Ausbildung neuer functioneller Knochenstructuren nöthig ist; aber schon auf Grund meiner eigenen wenigen Erfahrungen kann ich [9] sagen, dass die Zeiten sehr ungleich sind,

Digitized by Google

und dass die Umarbeitung compacter Knochensubstanz vielmal mehr Zeit erfordert, als die der spongiösen Substanz.

Im sechsten Abschnitt zieht Wolff weitere Schlussfolgerungen aus den Thatsachen der functionellen Anpassung der Knochen. Er weist darauf hin, dass die bei der functionellen Anpassung stattfindenden inneren Structuränderungen die Irrthümlichkeit der Flourens'schen Auffassung von der „Passivität" der fertig gebildeten Tela ossea darthun. Aber Wolff geht nach der Richtung der Activität der fertigen Tela ossea meiner Meinung nach zu weit mit der Aeusserung: „Das Transformationsgesetz zeigt, dass jedes kleinste Partikelchen, sei es an der Oberfläche oder im Innern des Knochens gelegen, innerhalb der Bälkchen der Spongiosa oder inmitten der Lamellensysteme der compacten Knochenregion, während der ganzen Lebensdauer des Individuums eine absolute Beweglichkeit beibehält, bestehend in einer den mathematischen Gesetzen folgenden, unbedingten Anpassungsfähigkeit an die statische Inanspruchnahme, welche der Gesammtknochen beim Functioniren erfährt, d. i. in der vollkommensten Reactionsfähigkeit auf jede noch so geringe Veränderung dieser Inanspruchnahme."

Dass jedes einzelne Partikelchen der gebildeten Knochen eine Anpassungsfähigkeit, eine entsprechende absolute Beweglichkeit habe, möchte ich nicht so allgemein, sondern nur bezüglich des Vermögens, bei dauernder Entlastung resorbirt zu werden, vertreten. Und dass die vollkommenste Reactionsfähigkeit auf jede noch so geringe Veränderung der Inanspruchnahme vorhanden sei, kann ich auch nicht bestätigen, denn nach meiner Erfahrung ist der Umbildungsprocess ein ziemlich langsamer; und früher dienende, jetzt unzweckmässige, überflüssige Knochentheile können Jahre lang bestehen bleiben, ehe sie ganz dem Schwunde verfallen sind.

Wolff fährt fort: „Es konnte — mit anderen Worten — festgestellt werden, dass jedes kleinste Partikelchen in jeglichem Moment bereit ist unterzugehen, sobald es durch irgend eine Aenderung der Inanspruchnahme des Gesammtknochens statisch überflüssig geworden ist, und dass andererseits in jeglichem Moment an

Digitized by Google

jedem beliebigen Knochenpunct, d. h. also auch mitten in den microscopischen Lücken, in den Knochenkörperchen und in der Intercellularsubstanz der fertigen Tela ossea neue Knochenpartikelchen entstehen, sobald das Vorhandensein derselben durch irgend eine Aenderung der statischen Verhältnisse erforderlich gemacht worden ist."

Danach müssten unsere Knochen ihre Gestalt und Structur jeden Tag mehrmals gänzlich umändern, je nachdem wir gerade sitzen, liegen, stehen, in der rechten oder linken Hand tragen etc. Es scheint mir doch sehr zweckmässig, dass dies nicht „festgestellt" worden ist, und dass daher die Theile nicht gleich verschwinden, sobald sie durch irgend eine Aenderung der Inanspruchnahme zeitweilig überflüssig geworden sind denn wenn während einer Art der Thätigkeit alle zu derselben nicht gebrauchten Knochentheile gleich schwinden würden, wäre wohl zu befürchten, dass sie beim Uebergange von einer Körperhaltung zur anderen nicht rasch genug wieder neu gebildet werden könnten.

Es ist entschieden besser, dass der Knochen auch bei längerer partieller Unthätigkeit noch den früherer Thätigkeit angepassten Bau behält, und dass er somit nicht blos einer einzigen jeweiligen Functionsweise und Grösse, sondern einer ganzen Reihe solcher sich wiederholender Functionen angepasst ist und bleibt, wenn wir schon [**10**] dabei stets etwas Knochensubstanz mittragen müssen, die im Moment gerade nicht nöthig ist; wie es ja mit den Muskeln und allen anderen, gleichfalls der functionellen Anpassung fähigen, also der Activitätshypertrophie und der Inactivitätsatrophie unterliegenden Organen glücklicher Weise auch der Fall ist.

Ebensowenig ist durch die functionelle Anpassungsfähigkeit der Knochen „festgestellt", dass „mitten in den microscopischen Lücken in den Knochenkörperchen und in der Intercellularsubstanz der fertigen Tela ossea neue Knochenpartikelchen entstehen". Wolff dagegen erklärt den aus der functionellen Anpassung der Knochen gezogenen Schluss auf interstitielles s. expansives Wachsthum unter allen bezüglichen Beweisen für den sichersten und als für sich allein

Digitized by Google

schon ausreichend. Wir haben aber oben gesehen, dass die Theorie des Ref. ganz ohne diese Annahme auskommt.

Wolff stellt nun auch das andere Beweismaterial für *expansives Knochenwachsthum* zusammen und bringt selber zu seinen vielen früheren noch einige weitere, vermeintlich beweisende Experimente. Zunächst Wiederholungen des du Hamel'schen Versuches mit einem aussen um einen Röhrenknochen gelegten Ring, deren Ergebnisse nach ihm nur durch Annahme einer Dickenexpansion der Diaphyse zu erklären sind. Ich halte dagegen Wolff's Interpretation nicht für die einzig mögliche.

Was zunächst die von ihm beobachtete besondere Verengerung der Markhöhle in der Gegend des aussen liegenden Ringes durch Knochenneubildung angeht, so braucht diese nicht nach Wolff durch einen, vom aussen liegenden Ring ausgehenden, also durch den Knochen hindurch auf die Innenfläche sich erstreckenden Reiz bedingt zu sein; sondern sie lässt sich, obgleich sie etwas abweichende Beschaffenheit besitzt, vielleicht als Folge functioneller Hypertrophie deuten. Diese würde dadurch hervorgerufen sein, dass, so lange der Ring noch nicht auf seiner Aussenseite von Knochensubstanz überlagert ist, der Knochen an dieser Stelle entsprechend dem Gesammtwachsthum also der Gewichtszunahme des jugendlichen Thieres stärker in Anspruch genommen wird, ohne dass dieser verstärkten Function durch Verdickung des Knochens von aussen her, wo die Beanspruchung am stärksten ist, in Folge des daselbst anschliessenden Ringes, durch Anlagerung entsprochen werden könnte. In Folge dessen steigert sich die Beanspruchung im ganzen Querschnitt mit zunehmendem Gewicht des Thieres so, dass auch innen stärkere Spannungen stattfinden, die die anliegenden Osteoblasten zur Thätigkeit anregen. Dass diese neugebildete Substanz später wieder schwindet, nämlich wenn bereits längere Zeit nach aussen vom Ringe die Continuität hergestellt ist, führe ich auf die alsdann im Innern stattfindende Entlastung, also auf Inactivitätsatrophie zurück; und dass diese Atrophie nach Wolff bei manchen Thieren (Kaninchen) rascher als bei den anderen (Kalb) vor sich geht, hat nichts Verwunderliches.

Digitized by Google

Die von Wolff sogenannte Einbiegung des Knochens an der Stelle des Ringes deutet er als eine Hemmung des expansiven Wachsthums durch den aussen aufliegenden, geschlossenen Drahtring; während an den benachbarten Stellen diese Expansion vor sich gehen konnte. Wolff theilt mit, dass die Havers'schen Lamellen der Einbiegungsstelle continuirlich in die Lamellen der oben und unten angrenzenden, mehr aussen liegenden Theile übergehen; was für eine Umformung durch Biegung der früher schon vorhandenen Lamellen spreche. Leider giebt er nur eine einzige vergrösserte Abbildung einer solchen Stelle und zwar eine mit der Hand gezeichnete und dann erst durch Lichtdruck vervielfältigte, und ausserdem von einem Objecte, an welchem nach aussen vom Ring bereits eine dicke, tragfähige Knochenschicht gebildet ist, so dass [**11**] an der Knochensubstanz nach innen vom Ring bereits Resorption anzunehmen ist und auch von Wolff selber angegeben wird.

Diese wichtige Stelle, von deren feinstem Detail allein die ganze Deutung des Versuches abhängt, müsste durch eine ganze Reihe genauester, wo möglich microphotographischer Abbildungen aus verschiedenen Stadien des Vorganges dargestellt werden; denn der kleinste Irrthum des Zeichners kann hier die wesentlichen Charaktere verwischen. Die gegebene Abbildung ist aber als nicht genau wohl schon dadurch gekennzeichnet, dass die äusserste an einem Ende weit abgebogene und von Wolff als abgehobenes Periost bezeichnete Lamelle in der einen Hälfte ihrer Länge als lamellöses Knochengewebe dargestellt ist.

Bei meiner Annahme der Erweiterung der oberhalb und unterhalb des Ringes gelegenen Stellen statt durch Expansion durch äussere Auflagerung und innere Resorption würden durch die continuirliche Fortpflanzung des Druckes und des Zuges fortwährend innigere, mehr tragfähige Verbindungen zwischen den neugebildeten äusseren und den nach innen vom Ring liegenden Lamellen hergestellt werden; dies würde durch Anlagerung unter Verwendung des Raumes Havers'scher Kanäle geschehen, welche letzteren eben dadurch für die Möglichkeit innerer Architecturumänderungen von der grössten Bedeutung

Digitized by Google

zu werden vermögen. Durch diese secundären Verbindungen müssen aber gleichfalls bogenförmige Uebergänge zwischen den inneren und diesen äusseren Lamellen entstehen; und sobald nun, nach genügender Herstellung einer Continuität der Knochensubstanz nach aussen vom Ring, durch die entsprechend zunehmende innere Entlastung innen, d. h. von der Markhöhle aus Resorption stattfindet, werden gleichzeitig diese Bogen noch sauberer ausgebildet werden, da in Richtung der Bogen noch Druckfortpflanzung längere Zeit statt hat und also zunächst nur zwischen ihnen liegende Theile entlastet und daher resorbirt werden. Die Verhältnisse dieser Stelle sind also äusserst complicirt; und die Entscheidung wird schliesslich nur unter genauester Berücksichtigung der Stellung der einzelnen Knochenkörperchen möglich sein. Da nun Wolff der Complicirtheit dieser Verhältnisse in seiner Darstellung nicht gedacht hat, so ist wohl anzunehmen, dass sie auch bei der Besichtigung und Deutung der Präparate nicht genügend berücksichtigt worden ist.

Die spätere äussere Ueberdeckung des Ringes mit Knochensubstanz braucht gleichfalls nicht unbedingt im Sinne von Wolff geschehen zu sein, welcher sagt: „Damit nun der Knochen wieder functionsfähig werde, haben sich im zweiten Stadium — während die Einbiegung noch fortbestand — zur Ausfüllung der Rinne an der periostalen Knochenoberfläche neue Knochenmassen gebildet. Diese neuen Knochenmassen, die also nicht etwa der Flourens'schen unausgesetzten appositionellen Thätigkeit des Periostes, sondern vielmehr dem Roux'schen „trophischen Reiz der Function" ihre Entstehung verdanken, charakterisiren sich durch den normalen gradlinigen Verlauf ihrer Gefässe und Lamellen und durch ihre normale Färbung, als eine functionelle, statische, rein physiologische Bildung. Die Masse ist aufzufassen als die Summe einer Reihe von Längsbälkchen, die sich zu compacter Knochenmasse verdichtet haben, wie es für die betreffende Knochenstelle im Dienste der Function nach den Gesetzen der Statik erforderlich war. Das sogen. „Hineinwandern" des Ringes geschieht also „durch complicirte und merkwürdige Vorgänge, in denen wir das wunderbare Walten des-

Digitized by Google

selben Gesetzes erkannt haben, welches im normalen und pathologischen Zustande alle macroscopischen und microscopischen Verhältnisse der Knochen beherrscht".

[12] Ich halte nicht für bewiesen, dass die äussere Ueberdeckung des Ringes geschehe, „damit" der Knochen wieder functionsfähig werde, und dass diese Ueberdeckung in ihrem Anfange durch das von mir zur Erklärung der functionellen Anpassung aller Organe verwendete Princip der trophischen Wirkung der functionellen Reize vermittelt werde. Letzteres deshalb nicht, weil aussen, unmittelbar neben dem Ring functionelle Reize weder auf Knochensubstanz noch, in Form von Druck, auf Bindegewebe wirken können, da hier die Knochensubstanz in Richtung des Druckes oder Zuges unterbrochen ist und daher an dieser Stelle kein Druck oder Zug auf sie stattfinden kann, selbst wenn die Knochensubstanz dem Ringe an dessen Rändern so eng anläge, dass dieser mit zur Fortpflanzung des Druckes verwendet würde. Andererseits kann das dem Ring aussen anliegende Bindegewebe gleichfalls nicht gedrückt werden. Zwar könnte Zug in minimalem Maasse auf dasselbe ausgeübt werden; doch haben Säugethiere wohl weder normaler noch pathologischer Weise wirklichen *reinen „Zugknochen"*, d. h. Knochen, welcher blos auf „Zug", gar nicht auf Druck in Anspruch genommen wird, und daher auch durch Zugwirkung auf Bindegewebe aus diesem entstehen könnte; obschon solcher Knochen bei Vögeln als Sehnenknochen sehr verbreitet ist. Die erste feinste Knochenanlage oder Stange, welche den Ring aussen überdeckt, muss demnach anderer Ursache ihre Entstehung verdanken, sei es der selbstständigen nicht functionellen Knochenbildung seitens des jugendlichen Periostes, welches nach der, unter oder neben dem Ring, stattfindenden Unterbrechung desselben jederseits mit einem freien Rande endigt, oder auch einer Knochenbildung, die durch die reizende Wirkung des Ringes in dem ihm anliegenden Periost veranlasst wird. Ist aber erst ein Mal eine auch nur äusserst feine Continuität von Knochensubstanz über die ganze Breite des Ringes nach aussen von ihm an einem Theil der Peripherie gebildet, dann kann das Princip der

Digitized by Google

trophischen Wirkung des functionellen Reizes voll zur Geltung kommen und rasch seitliche weitere Ausbreitung und Verdickung der äusseren Verbindung bewirken, da gerade die äusserste Substanzlage „langer" Scelettheile (s. S. 689 Anm.) am stärksten gedrückt und gedehnt, also am stärksten molecular gespannt wird, wodurch nach meiner Annahme, die anliegenden Osteoblasten und vielleicht auch die Tela ossea selber zu weiterer bildender Thätigkeit angeregt werden.

Wie die Wiederholung des du Hamel'schen Ring-Versuches durch Wolff zur Zeit nicht als wirklich beweisend für expansives Knochen-Wachsthum angesehen werden kann, so können Zweifel weiterhin auch in Bezug auf die Beweiskraft der gleichfalls mitgetheilten Versuche bestehen, in denen Wolff an der Innenseite der Tibia oder innen hinten in die Tibia einen langen Draht mit umgebogenen und eingesteckten Enden befestigte unter dem Erfolg, dass beim weiteren Wachsthum der lange Knochen sich nach der Seite des Drahtes krümmte. Diese Versuche sind nicht genügend variirt und wiederholt und gleichfalls nicht genau genug geschildert, und die Resultate nicht genau genug abgebildet, um blos die eine Deutung durch interstitielles Wachsthum zuzulassen; denn wenn z. B., um nur eine Möglichkeit anzuführen, die Thiere dieses Bein mit dem langen Draht, resp. diesen Fuss beim Gehen entsprechend abnorm gestellt und daher in abnormer Richtung gedrückt hätten, so müsste sich dieses Bein eben nach dem Princip der functionellen Anpassung der Knochen dementsprechend umgestalten.

Aehnliches gilt bezüglich der im vorliegenden Werke als Beweismaterial des interstitiellen Knochenwachsthums citirten früheren Versuche Wolff's und anderer Autoren, in denen Löcher oder Stifte in Schädelknochen und Drahtringe in Unterkiefer angebracht worden waren; obschon wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, dass die in ein und demselben Knochen befindlichen Marken ihren Abstand oft weit über die Versuchsfehlerbreite hinaus vergrössert haben.

[**13**] Es ist jedoch von keinem Autor bewiesen worden, aber nach meiner Meinung durchaus eines besonderen Beweises bedürftig,

Digitized by Google

dass diese Vergrösserung des Abstandes der Marken gerade durch expansives Knochenwachsthum der zwischenliegenden Knochenpartien und nicht durch „Wanderung der Marken" in der umgebenden Knochensubstanz hervorgebracht worden sei.

Die Entscheidung über diese Alternative wird vielleicht an einer Serie von etwa 20 zugleich und in gleicher Weise operirten und nach einander im Abstand von etwa je drei Tagen getödteten, annähernd gleich jungen Thieren durch genaues Studium von Flächenschnitten, der die Marken umgebenden Knochenpartien zu gewinnen sein, zumal wenn während des Versuches zugleich mit Krapp gefüttert wurde. Vor der Beseitigung der angedeuteten zweiten Möglichkeit jedoch kann dem Auseinanderweichen der Marken eine Beweiskraft für interstitielles Knochenwachsthum nicht zuerkannt werden, selbst wenn man sich zur Zeit etwa nicht vorstellen könnte, wie solche Wanderung der Marken gerade in diesen Richtungen möglich wäre und wodurch sie bedingt sein könnte[1]).

Es ist oft genug vorgekommen, dass „man sich etwas nicht denken konnte", was dann später nach gewonnenem tieferen Einblick in die Verhältnisse im Gegentheil als „selbstverständlich" aufgefasst wurde.

In einer durch so vielfach sich widersprechende Resultate als äusserst complicirt gekennzeichneten Sachlage wie der des Knochenwachsthums dürfen wir meiner Meinung nach kein einziges Beweisglied auslassen, dürfen uns nicht mit blosser „Wahrscheinlichkeit" begnügen, wenn wir vermögen, Gewissheit an deren Stelle zu setzen. Ausserdem kann man sich zur Zeit wohl einen Mechanismus denken, zufolge dessen die in den Unterkiefer als Marken befestigten Drahtschlingen sich von einander entfernen könnten ohne Betheiligung von expansivem Knochenwachsthum. Die Drähte könnten aussen von Bindegewebe umwachsen und befestigt werden; in Folge dessen auf jeden

[1]) Solche Wanderung „im" Knochen befestigter Gebilde findet nach Entfernung eines Zahnes bei Verkleinerung der Zahnlücke durch Zusammenrücken der Nachbarzähne statt, und zwar, ohne dass der Kiefer dieser Seite im Ganzen kleiner wird, also ohne entsprechenden „interstitiellen Schwund".]

Digitized by Google

Drahtring ein, wenn auch schwacher, so doch stetiger und beim Kauen verstärkter Zug nach aussen vom Knochen stattfände, der an der zugewendeten Seite des Loches Druckschwund durch den Draht hervorrufen würde; während an der anderen Seite des jugendlichen Knochens das Loch wieder mehr oder weniger ausgefüllt würde; wie denn auch von einigen Autoren ein solches Vorrücken an den Rand und Lockerwerden des Drahtringes, ja ein Durchschneiden desselben an der Vorderseite des Unterkieferastes beobachtet worden ist; ein Verhalten, das aber einfach als Ausdruck von Resorption am ganzen Rande gedeutet wurde. Solcher schon oben erwähnte Druckschwund des Knochens an nicht mit „Knorpel" überkleideten Druckaufnahmeflächen ist ja durch manche Thatsachen, so z. B. bei anliegenden Tumoren etc., Venenectasien über allen Zweifel festgestellt.

Wesentlich der gleiche Mechanismus liesse sich unter Verwendung des, allerdings von manchen Autoren bezweifelten, interstitiellen Wachsthumes des Periostes bei der Vergrösserung des Abstandes derjenigen Drahtstifte denken, welche durch die ganze Dicke eines Schädelknochens gesteckt worden waren. Bei Annahme von appositionellem Randwachsthum dieser Knochen wird das interstitiell wachsende Periost gedehnt. Ein Draht, welcher nicht durch den ganzen Knochen durchgeht und daher blos in einer Periostlage steckt, wird in Folge dessen gegen den Rand des Knochens hin mit dieser Periostseite geneigt gestellt werden; bei einem Draht aber, der an beiden Seiten eine Periostschichte durchsetzt, müssen beide Zugwirkungen in Bezug auf Veranlassung von Schiefstellung sich aufheben, sofern beide Drahttheile gleich dick sind; dieser Zug am Drahte wird aber Druckschwund an der dadurch stetig gedrückten Knochenstelle veranlassen können. Bei blossen Lochmarken [**14**] könnte das sie ausfüllende, mit dem Periost verwachsene Bindegewebe dieselbe Wirkung ausüben.

Es ist nebensächlich, ob gerade diese speciellen Vorstellungen richtig sind oder nicht; jedenfalls aber ist es nöthig, dass die bisherige Lücke in der Beweisführung bei dem Schluss auf die „specielle Ursache" des Auseinanderrückens der

Digitized by Google

Marken sorgfältig ausgefüllt werde, ehe ein sicheres Urtheil darüber ausgesprochen werden kann, ob dies Auseinanderrücken durch entsprechende Wanderung der Marken im Knochen oder wirklich durch Expansion des zwischen den Marken liegenden Knochens hervorgebracht ist. Eventuell ist festzustellen, wie gross der Antheil jeder von beiden Arten des Geschehens dabei ist. Zur Ausfüllung dieser Lücke im Beweise aber ist die Ausfüllung der Lücke unserer Kenntnisse nöthig und zwar derart, dass wir statt der bisherigen blossen Constatirung einer Vergrösserung des Markenabstandes am Schlusse des Versuches eine vollkommene Kenntniss der bezüglichen Vorgänge während des ganzen Versuches auf die eben angegebene Weise uns verschaffen.

Es ist aber nicht zu übersehen, dass selbst, wenn die Vergrösserung der Markenabstände sich als durch Wanderung der Stifte resp. der durch Bindegewebe ausgefüllten Löcher im Knochen bedingt zeigen sollte, und interstitielles Knochenwachsthum also nicht nachzuweisen ist, immer noch die scheinbar auf „interstitiellen Knochenschwund" hindeutende, zuerst von Gurlt nach Gelenkresectionen, weiterhin von Wolff constatirte „Abnahme der Länge" der distal von dem betreffenden Gelenk gelegenen Theile der Gliedmassen der Erklärung bedarf und derselben erhebliche Schwierigkeiten bereiten wird.

Bei der weiterhin folgenden Erörterung der Bedeutung des Transformationsgesetzes für die Lehre von der Heilung der Knochenbrüche stellt Wolff folgende, seine Auffassung bezeichnenden Sätze auf:

„Nachdem es uns durch die Kenntniss der statischen Bedeutung der inneren Architectur der Knochen klar geworden ist, dass jede mit Dislocation geheilte Fractur sämmtlichen oder doch den meisten Bälkchen des ganzen Knochens ihre Druck-, Zug- und Scheerfertigkeit raubt, ergiebt es sich leicht, dass die Zusammennietung der Fragmente nur der kleinere und nur der nebensächliche Theil der Arbeit sein kann, welche der Natur obliegt, während sie die Hauptarbeit zu vollziehen hat an allen den unendlich zahlreichen Partikelchen der von der Verletzung gar nicht direct betroffenen Theile des Knochens.

Digitized by Google

„Mag also der verklebende Lack an der Bruchstelle noch so voluminös sein, und mag er zugleich noch so fest sein, wie Stahl, so hat doch durch diesen Lack allein die Natur so gut wie Nichts gethan für die Wiederherstellung der Function, für das Gefühl der Sicherheit, welches der Kranke beim Wiedergebrauche des Gliedes gewinnen muss, und welches er nur gewinnen kann nach Restitution der verlorenen Festigkeit sämmtlicher Partikelchen des ganzen Knochens."

Diesen Urtheilen kann ich fast durchweg nicht zustimmen. Dass „eine mit Dislocation geheilte Fractur sämmtlichen, oder doch den meisten Bälkchen des ganzen Knochens, ihre Druck-, Zug- und Scheerfestigkeit raubte", ist nicht richtig. Diese Festigkeit ist für die andersgerichtete Inanspruchnahme nur vermindert. Es ist nach diesem Vorgange eine immer noch recht erhebliche Festigkeit vorhanden. Zwei erst jüngst schief durch Knochencallus fest vereinigte, daher noch wenig statisch transformirte Femurstücke, die man ja häu- [**15**] figer zu sehen bekommt als gut umgeformte, leisten schon einen erheblichen Widerstand, der für den gewöhnlichen Gebrauch gewiss ausreicht; das geht auch schon daraus hervor, dass die statischen inneren Umänderungen erst im Laufe von Jahren sich mehr und mehr in successive vollkommenerer Weise ausbilden, somit erst während das Glied schon lange im Gebrauch ist; und eben erst durch diesen Gebrauch geschehen diese hochgradigeren Umänderungen. Dass das unsichere Gefühl des Patienten beim Gebrauche eines erst jüngst geheilten, fracturirt gewesenen Gliedes durch die noch nicht erfolgte Restitution der (angeblich) verlorenen statischen Festigkeit der Partikelchen des Knochens bedingt sei, ist wohl nur Phantasie, jedenfalls von Wolff nicht bewiesen.

Wolff meint weiterhin, seine „Präparate zeigen, dass die bisher als alleinige Thätigkeit der Natur bei der Heilung der Knochenbrüche angesehene Verkittung der Fragmente in Wirklichkeit etwas Nebensächliches, ja ganz Entbehrliches ist. Sie zeigten, dass das Ziel der Natur vielmehr auf die Beseitigung der eingetretenen Functionsunfähigkeit jedes einzelnen Partikelchens des ganzen gebrochenen Knochens gerichtet ist; ja dass es der Natur in letzter Instanz

Digitized by Google

nicht etwa blos darauf ankommt, dem gebrochenen Knochen, sondern vielmehr darauf, dem ganzen Körpergliede, welches den gebrochenen Knochen enthält, wieder zur Function zu verhelfen."

„Die nebensächliche, bezw. entbehrliche Rolle, welche bei dieser Arbeit der Natur der Verkittung der Fragmente zugewiesen ist, wird uns bei der Betrachtung derjenigen Präparate klar, bei welchen entweder wegen zu grossen Abstandes der Bruchflächen von einander es überhaupt zu keiner Verkittung hatte kommen können, oder bei welchen in Folge krankhafter Allgemeinzustände des Organismus der Kitt nicht hart geworden, und demgemäss eine Pseudarthrose eingetreten ist. Die Präparate zeigen, dass in solchen Fällen die Natur auch ohne Verkittung ihr Ziel erreicht. Sie richtet in den Fällen erster Art statische, die Fragmente an einander haltende Brücken an fern von den Bruchflächen entlegenen Stellen auf; während sie bei eingetretener Pseudarthrose, da sie den gebrochenen Knochen selbst nicht functionsfähig zu machen vermag, für die Function des verletzten Körpergliedes sorgt, indem sie die Architectur und die Gestalt des Nachbarknochens in zweckentsprechender Weise umformt."

Der Verfasser segelt hier, wie man sieht, mit teleologischem, rein zielbewusstem Winde und von der mechanischen Selbstgestaltung des Zweckmässigen durch den oben erörterten Mechanismus der functionellen Anpassung, welchen er weiter unten wieder anerkennt, wird kein Gebrauch gemacht: „Die Natur erreicht ihr Ziel, wenn es auf dem einen Wege nicht geht, so auf einem anderen." Das ist aber auch thatsächlich nicht richtig; denn oft erreicht sie dies „Ziel" nicht; wenn z. B. die Dislocation der Bruchenden für ihre Vereinigung durch Callus zu gross ist, so werden leider nicht immer Brücken zwischen weit von den Bruchflächen entlegenen Stellen hergestellt; sondern dies ist nur ein Ausnahmsfall, der blos dann möglich ist, wenn zufällig abgelöste Periosttheile derart vertheilt sind, dass die von ihnen ausgehenden Wucherungen einander und die Fragmente erreichen können. Von einem Zielstreben kann nicht die Rede sein. Bezüglich der Pseudarthrose verweist Wolff auf das ihm von mir übergebene Präparat einer Pseudarthrose der Thibia mit starker Hypertrophie der Fibula; dieser

Digitized by Google

Fall ist aber auch rein mechanisch erklärbar: da der Mann seinen Unterschenkel gebrauchte, ehe die Fractur consolidirt war, konnte sich der ganze Druck natürlich nur durch den einen Knochen fortpflanzen, der noch [**16**] die Druck-Continuität zwischen Oberschenkel und Fuss herstellte; dadurch hypertrophirte dieser Knochen, wie ich in meiner Schrift über den Kampf der Theile bezüglich dieses Präparates schon ausgeführt habe (s. S. 165).

Bei der Heilung der Fractur unterscheidet Wolff mit Recht zwei verschiedene Processe: einen Entzündungs- oder Verkittungsprocess, welcher den Callus liefert, und diesem folgend den Transformationsprocess. Bezüglich des vom ersteren Process gelieferten Materiales sagt er: „Das spätere Schicksal des Entzündungsproductes ist keineswegs ein zwiefaches, derart, dass ein Theil desselben untergeht, ein anderer Theil die Vorstufe eines bleibenden Gebildes darstellt. Vielmehr ist das ganze Entzündungsproduct dem Untergange verfallen. Die viel erörterte „Rückbildung" des Callus besteht also lediglich in seinem Schwunde, — nicht aber in der Consolidation eines Theiles des Callus."

Bezüglich des Transformationsprocesses äussert sich Wolff:

„Die Intensität und der Umfang des Processes sind ausschliesslich abhängig von dem trophischen Reiz der Function." „Das Product dieses Processes ist vom ersten Moment seines Entstehens an ächtes fertiges, dem normalen histologisch gleiches Knochengewebe. Es hat gleich demjenigen Knochengewebe, welches sich als Anpassung an die normalen Wachsthumsveränderungen der Function bildet, keine besondere Matrix; sondern nimmt eine Molecüle aus jedem gerade an Ort und Stelle befindlichen bindegewebigen Stoffe, den es im Kampf der Theile auszunützen vermag. Es nimmt also, — wenn es sich um diejenige Partie des Transformationsproductes handelt, welche sich an der Bruchstelle befindet, — seine Molecüle auch vielleicht ein Mal, aber dann eben nur zufällig und eben nur an dieser einzigen Stelle, aus den Zerfallstrümmern des Entzündungsproductes."

Beweise für letztere Behauptungen werden nicht erbracht. Ich habe dagegen an Präparaten von noch nicht für die Ausbildung einer

Digitized by Google

statischen Structur genügend lange consolidirten Fracturen gesehen, dass parallel den Haupttrajectorien verlaufende Canäle in den Callus hinein gebildet waren; ein Vorgang, bei dessen weiterer Fortsetzung die dazwischen übrig gebliebenen Theile des Callus direct trajectorieller Röhrchen oder Bälkchen darstellen würden; sodass dabei der Callus, soweit er brauchbar gelegen ist, vorübergehend direct zur statischen Structur verwendet werden kann.

Ausserdem können auch die zuerst gebildeten statischen Structuren lange Zeit überhaupt nichts Fertiges, Definitives darstellen; vielmehr müssen diese, nach meiner Auffassung lange Zeit fortwährend umgeändert werden. Denn der Druck und Zug pflanzt sich durch alle die Verbindung beider Stücke herstellenden Knochentheile fort, durch die günstiger gelegenen stärker, durch die von den Hauptfortpflanzungslinien abgelegenen weniger stark. Sind in Folge dessen letztere Stellen resorbirt, erstere verstärkt worden, so geschieht die Druckübertragung in den übrig gebliebenen Theilen wieder in etwas anderer Weise als vorher, was neue Stellen stärksten und geringsten Druckes und daher neue Appositions- und Resorptionsstellen schafft. Dies geht so fort lange Zeit, bis schliesslich blos noch *Knochentheile mit annähernd „gleich starker" Beanspruchung vorhanden sind; womit die functionelle Structur und zugleich die functionelle äussere Gestalt erreicht ist.*

Die bei diesen Structurumbildungen vorkommenden Umbildungen der Spongiosaformen und ihrer statischen Elementartheile, die Umbildung der Tubuli ossei in Lamellae staticae und dieser in Trabeculae osseae wiederholen in mehr oder weniger typischer Weise die auch im [**17**] Verlaufe der normalen Entwickelung vorkommenden Umbildungen, deren feinere Vorgänge uns noch unbekannt sind. Wolff kann daher in der schliesslichen Bildung von Bälkchen keine Stütze dafür finden, dass das Product der Transformation vom ersten Momente des Entstehens an ein fertiges sei.

Indem wieder die rein practischen Capitel von uns übergangen

Digitized by Google

werden, gelangen wir zu weiteren Schlussfolgerungen, die aus der functionellen Anpassung der Knochen zu ziehen sind. Zunächst werden die entsprechenden Anpassungserscheinungen in anderen Organen auf Grund der Untersuchungen des Referenten besprochen, darauf ein Vergleich mit dem Verhalten der Pflanzen gezogen, und weiterhin für den Stoffwechsel des Knochens die Ansicht ausgesprochen, dass „vielleicht gewisse feste Gewebstheile, in deren functioneller und statischer Bedeutung sich während der Dauer des Lebens nichts wesentliches ändert, für die ganze Lebensdauer oder doch für einen sehr grossen Theil der Lebensdauer des Organismus persistent sind."

Wolff dehnt dann seine bezüglich der Heilung der Fracturen ausgesprochenen Ansichten auf die Regeneration im Allgemeinen aus, indem er sagt: „Die wahre Triebfeder der Regeneration ist eine ganz andere, als man bisher annahm. Wir wissen jetzt, dass es unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen nur ein einziges formgestaltendes Princip giebt, nämlich die Function, oder genauer der trophische Reiz der Function. Wie unter normalen Verhältnissen das Streben der Natur, die Function zu erhalten, den Fortbestand oder das neue Entstehen diensttauglicher Formen bedingt, so ist unter pathologischen Verhältnissen das Streben der Natur, die Function wieder herzustellen, das alleinige formbildende Princip (was oben, S. 730, schon als unzutreffend bezeichnet worden ist). Wir haben somit nach der Lehre des Transformationsgesetzes in der Regeneration der Gewebe höherer Lebewesen nichts anderes zu sehen als den Ausdruck der Anpassung an die Function unter neuen, durch bestimmte pathologische Störungen bedingten Verhältnissen; und es werden dieser Lehre gemäss die bisherigen Auffassungen des Regenerationsprocesses überall eine Abänderung erfahren müssen."

Diese Auffassung des Verfs. von der Regeneration ist jedoch offenbar eine viel zu einseitige; der Antheil der functionellen Anpassung an die Regeneration ist noch nicht annähernd bekannt, aber vorsichtiger und wohl zutreffender bereits von P. Fraisse und D. Barfurth besprochen worden[1]).

[1]) Siehe II, S. 837.

Digitized by Google

Dann erörtert Wolff die Bedeutung der Knochenanpassung in neuen Verhältnissen für eine Zurückweisung teleologischer Anschauungen und weist im nächsten Capitel auf den Nutzen hin, den die Theorie der Mechanik durch die Bestätigung ihrer theoretischen Ergebnisse in der Knochenstructur gefunden hat.

Endlich wird die Bedeutung des Transformationsgesetzes für Kapp's Lehre von der Organprojection, des Inhalts, dass der Mensch in seine Werkzeuge die Formen seiner natürlichen Organe unbewusst verlegt oder projicirt, erörtert, worüber wir den verhüllenden Mantel der christlichen Nächstenliebe breiten wollen, da dieser ganzen Lehre der ursächliche Zusammenhang zwischen unseren Organen und ihrer angeblichen Projection in die Aussenwelt und damit jede sachliche Berechtigung fehlt.

[18] Zum Schluss seines Werkes citirt der Verfasser die Verwendung, welche Referent für die Vervollständigung der Descendenzlehre aus den von Wolff nachgewiesenen Thatsachen der functionellen Anpassung der Knochen gemacht hat.

Ueberblicken wir den theoretischen Theil der Arbeit Wolff's, so sehen wir, dass letzterer ein Gebiet behandelt hat, auf dem man in vielfacher Beziehung anderer Meinung sein kann, als der Verfasser. Dies war indess von vornherein zu erwarten, da das Knochenleben offenbar sehr complicirte Vorgänge und Erscheinungen einschliesst, derart, dass selbst über die scheinbar einfache Frage des interstitiellen Knochenwachsthums noch die widersprechendsten Auffassungen von autoritativen Seiten vertreten werden. Gleichwohl sind die Grundthatsachen und Grundgedanken des ganzen Werkes, welche wir zugleich in erster Linie Wolff selber verdanken, ohne Widerspruch geblieben.

Der dem Werk beigegebene Atlas naturgetreuer Abbildungen einer grossen Anzahl äusserst instructiver Präparate stellt eine Thatsachensammlung von unvergänglichem Werthe dar; und ebenso sind die aus ihnen abgeleiteten allgemeinsten Folgerungen von wesentlicher Bedeutung. Der Widerspruch haftete, wie wir sahen, nur an

Digitized by Google

speciellen Verhältnissen der Interpretation; und es werden viele weitere Arbeiten nöthig sein, ehe die jetzt strittigen Fragen entschieden sein werden.

Auf Wolff's Forschungen beruht die Lehre der functionellen Anpassung der Knochen; und er hat die practische Anwendung dieses wichtigen Principes nach allen möglichen Richtungen durchgeführt und das Gleiche nach der Seite der Theorie hin versucht. Soviel in letzterer Hinsicht auch noch zu thun übrig bleibt, so ist doch, in erster Linie auf Grund der Beobachtungen Wolff's, die Lehre von der functionellen Anpassung der Knochen zur Zeit einer der am besten ausgearbeiteten Abschnitte der Lehre von der functionellen Anpassung überhaupt.

Innsbruck, den 4. Januar 1893.

Digitized by Google

Nr. 11.

Artikel

Anpassung, functionelle[1]).

1894.

Aus der Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde, speciell: Encyclopädische Jahrbücher, Band IV, 1894.

[14] Unter dem Vermögen der functionellen Anpassung versteht man nach Wilhelm Roux die Fähigkeit der meisten Organe, durch verstärkte Ausübung ihrer Function sich in höherem Maasse gestaltlich an dieselben anzupassen, wie umgekehrt auch durch längere Zeit hindurch dauernde geringere Ausübung der Function in ihrer Leistungsfähigkeit herabgesetzt zu werden. Ausser der Bethätigung dieses Vermögens werden auch die speciellen gestaltlichen Producte dieser Thätigkeit als functionelle Anpassungen bezeichnet (Genaueres s. S. 462 u. f.).

Die functionelle Anpassung ist eine quantitative und eine qualitative. Die quantitative functionelle Anpassung vergrössert bei nicht zu rascher Steigerung der mittleren Functionsgrösse die Grösse des Organes so lange, bis durch Activitätshypertrophie ein „morphologisches Gleichgewicht" (s. S. 636 u. 555) zwischen der neuen Functionsgrösse und der Grösse des Organes hergestellt ist.

1) Dieser Bericht enthält über die besondere practische Bedeutung beanspruchende functionelle Anpassung der Scelettheile einiges meine früheren Darstellungen und auch den Originalartikel Ergänzende. In anderer Hinsicht dagegen bedingte die gebotene Kürze die Auslassung wesentlicher Theile, bezüglich deren daher auf die vorstehenden Originalabhandlungen verwiesen werden muss.

Digitized by Google

Bei Organen, deren verschiedenen Dimensionen verschiedene Functionen zukommen, wird bei einer Verstärkung einer dieser Functionen blos diejenige Dimension des Organes vergrössert, welche die verstärkte Function leistet; so z. B. werden Muskeln, welche zur Production stärkerer Spannung verwendet werden, blos dicker, bei Verwendung zu grösserer Excursion der von ihnen bewegten Theile blos länger (Gesetz der „dimensionalen Activitätshypertrophie" Roux).

Das Umgekehrte geschieht bei längere Zeit herabgesetzter mittlerer Functionsgrösse als sogenannte „Inactivitätsatrophie", die gleichfalls eine der erwähnten Hypertrophie entsprechende dimensionale Beschränkung zeigt.

Bei den „langen" Knochen (s. Nr. 9, S. 689 Anm.) findet aus statischen Gründen die Activitätshypertrophie durch Verdickung derselben vorzugsweise nach aussen hin statt, während die Inactivitätsatrophie aus gleichen Gründen fast ausschliesslich innen, d. h. unter Vergrösserung der Markhöhle und der Spongiosaräume, sich vollzieht. Auch die Länge der Sceletheile unterliegt, wie es scheint, einer functionellen Anpassung, indem bei häufigerem Wechsel der Beanspruchung (z. B. bei vielem Springen) die jugendlichen Scelettheile durch Anregung des Wachsthums der Epiphysenknorpel und „die ihm nachfolgende Ossification" (s. S. 734 u. II, S. 48 Anm.) länger werden, während umgekehrt (Gurlt, Jul. Wolff), sogar noch nach der knöchernen Vereinigung (Synostose) der Epiphysen mit den Diaphysen, in Folge von Gelenksresection, die distal davon gelegenen, also schwächer gebrauchten Füsse und Hände kürzer werden.

Die qualitative functionelle Anpassung besteht darin, dass bei durch functionelle Selbstregulation (s. S. 400 u. f.) oder direct durch den Willen gesteigerter mittlerer Functionsgrösse neben der quantitativen Zunahme auch die specifische Leistungsfähigkeit in gewissem, aber beschränktem Maasse eine Steigerung erfährt. Ihr steht gegenüber eine oft sehr erhebliche Verminderung der specifischen Leistungsfähigkeit nach längerer Herabsetzung der mittleren Leistungsgrösse.

Beide Principien, das die Functionsfähigkeit steigernde und das vermindernde, wirken langsam; die Inactivitätsatrophie

Digitized by Google

noch langsamer als die Activitätshypertrophie. Letzteres Verhalten hat den Vortheil, dass man sich rascher an eine gesteigerte Leistungsfähigkeit anpasst, als man durch Mangel an Thätigkeit die Fähigkeit zu derselben verliert, so dass man auch nach längerer Unthätigkeit noch leistungsfähig bleibt. Die steigende qualitative functionelle Anpassung vollzieht sich oft rascher als die qualitativ vermindernde; erstere bei den Ganglienzellen der Hirnrinde sogar momentan; beide sind natürlich structurell bedingt.

[15] Uebrigens kann in gewissem Sinne auch die qualitative functionelle Anpassung als eine quantitative betrachtet werden, indem bei ihr die Zahl der leistungsfähigeren letzten lebensthätigen Elementarbestandtheile (s. II, S. 83 u. f.) in den betreffenden Gebilden gegenüber den weniger leistungsfähigen Bestandtheilen zunimmt.

Da zur Erhaltung des bereits Gebildeten ein viel geringeres Maass von Activität ausreichend ist als zur Bildung durch die Function, so können manche früher, sei es durch selbstständige vererbte Bildungsprocesse oder durch Activitätshypertrophie producirte, Organtheile oder ganze Organe auch an Stellen erhalten bleiben, wo nur noch gelegentlich und mehr zufälliger Weise functionelle Erregungen ihnen zu Theil werden, wie z. B. die Muskeln der Ohrmuschel oder, zeitweise, Knochensubstanz an fast entlasteten Stellen. Doch ist dies normaler Weise, wie es scheint, nur an solchen Stellen der Fall, wo nicht thätigere Organe den Raum dieser weniger thätigen Theile in Anspruch nehmen. Wo dagegen ein, durch stärkeren Druck der Organe vermittelter Kampf um den Raum (S. 234, 256) stattfindet, kann sich im erwachsenen Individuum (s. S. 348) meist nur Thätiges erhalten, abgesehen von den wenigen normalen Theilen, deren ererbte frühere selbstständige, d. h. hier von der Functionirung unabhängige, Erhaltungsfähigkeit (s. S. 348) in dieser Periode noch nicht geschwunden ist, sowie von abnormen Producten (Tumoren, vielleicht auch manchen Exostosen etc.).

Zum Verständniss sowohl der productiven wie der blos erhaltenden Leistungen der functionellen Anpassung ist eine klare Vorstellung von dem *Begriff der „Function"* jedes betreffenden

Digitized by Google

Organes nöthig; das Fehlen dieser Vorstellung bezüglich der „Scelettheile" hat in letzterer Zeit mehrfach zu irrthümlichen Einwendungen gegen die functionelle Anpassung geführt.

Jedes der „Gewebe", aus welchem die Organe bestehen, hat seine besondere Functionsweise (s. II, S. 229 Anm.); und an jeder Stelle des Körpers, wo ein Gewebe zu dieser Function veranlasst wird, ist es, nachdem es aus irgend einer normalen oder pathologischen Ursache daselbst gebildet ist, dauernd erhaltungsfähig, auch wenn diese Function vom „Individuum" weder gewollt, noch ihm nützlich ist. Die *Function „unserer" Knochensubstanz* z. B. ist, Druck, eventuell wechselnd mit Zug, Widerstand zu leisten; und wo Knochensubstanz gedrückt wird[1]), ist sie entsprechend (S. 680 Anm.) dauernd erhaltungsfähig, daher auch z. B. an Exostosen, auf welche, sei es bei irgend welchen Bewegungen, durch Bindegewebsstränge oder durch Muskeln, Zug- und damit „Biegungsbeanspruchung" (S. 683) ausgeübt wird, welche letztere stets mit Production von Druck verbunden ist (ganz abgesehen von der überhaupt sehr langsamen Resorption selbst ganz entlasteter compacter Knochensubstanz).

Da die functionelle Anpassung der Scelettheile, also der Stützorgane des Körpers, sehr gross und practisch besonders wichtig ist, so soll auf sie etwas genauer eingegangen werden.

[1]) Es ist daran zu denken, dass jeder nicht axial gerichtete Zug z. B. inserirender Muskeln (und die Säugethier-Muskeln resp. Sehnen greifen nie axial an den Scelettheilen an, wie es dagegen Vogelmuskeln an verknöcherten Sehnen thun) Biegungsbeanspruchung und damit neben dem Zug zugleich Druck an bestimmten Stellen des betreffenden Gebildes hervorbringt (S. 681 u. f.). Da dieser Druck mit der bei der Bewegung der Gelenke wechselnden Richtung der Sehnen zum Scelettheil seine Grösse und mit dem Wechsel äusserer Belastung oder Widerstände einerseits und der Thätigkeit der Antagonisten andererseits auch seinen Ort wechselt, so werden nacheinander alle Theile auf Druck in Anspruch genommen werden können, so dass die *Säuger wohl keinen reinen „Zugknochen" haben.* Selbst die „Zugbalken" des Schenkelhalses werden, z. B. bei Thätigkeit der Glutaei med. und min. oder bei Lagerung des Menschen auf der Seite, auf Druck in Anspruch genommen (S. 682 Anm.); und selbst die verknöcherten Vogelsehnen werden bei den Bewegungen der Gelenke etwas „gebogen", sind also auch keine ganz reinen Zugknochen. Es ist die Frage, ob „primär" blos auf Zug in Anspruch genommene Knochensubstanz (S. 682) überhaupt sich dauernd erhalten kann.]

Digitized by Google

Jeder einzelne Scelettheil hat eine besondere normale Function, welche durch seine Gestalt und durch seine Lage zwischen anderen drückenden, respective ziehenden Theilen, also durch die Lage seiner Druck-, respective Zugaufnahmeflächen, sowie durch deren Grösse und Gestalt und durch die Grösse des von ihnen aus auf ihn einwirkenden Druckes, respective Zuges bestimmt wird (s. S. 120 u. 736).

Dieser besonderen Function sind die normalen Scelettheile sowohl in ihrer Gestalt (wie in dem Aufbau ihrer spongiösen Structur) in hohem Maasse angepasst (functionelle statische Gestalt und Structur, s. S. 690); der Grad dieser Anpassung ist aber verschieden zu beurtheilen, je nachdem man den Begriff der „Function" enger oder weiter fasst.

Bisher bezeichneten manche Autoren nach Hermann Meyer die Structur der Knochen als eine „statische" in dem beschränkten Sinne, dass sie durch das Stehen des ganzen Individuums bedingt und diesem angepasst sei und daher auch nur an den dabei am meisten belasteten unteren Extremitäten und den Wirbelkörpern des Menschen ausgebildet sei. Diese Auffassung ist jedoch eine viel zu enge (S. 719 Anm.). Unter der statischen Function der Knochen müssen wir [16] verstehen, dass die Scelettheile in jeder normalen, irgendwie hervorgebrachten und erhaltenen Stellung derselben zu einander dem auf sie ausgeübten Druck und Zug widerstehen, womit sie zur Erhaltung, also zur Stabilität dieses gegebenen Zustandes beitragen. Dabei könnte es gleichgiltig scheinen, ob der Druck, respective Zug auf den Scelettheil von Knochen, Muskeln oder anderen Weichtheilen her fortgepflanzt, und ob er durch die Schwerkraft oder Muskelwirkung (s. S. 120, 294) oder durch anderen Organdruck veranlasst wird[1]). Bei dieser umfassenden Definition der Function, welche alle diese Arten von Druck resp. Zug als gleichwerthig annimmt, wäre dann allen normalen erwachsenen Knochen in gleicher Weise eine „vollkommen" statische sive functionelle Gestalt und Structur zuzusprechen, das heisst, sie sind (von einigen noch nicht ganz aufgezehrten Resten

[1]) Siehe S. 681 Anm. 1 und die schöne Arbeit von E. Zschokke, Untersuchungen über das Verhältniss der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebraten-Sceletes. Zürich 1892.

Digitized by Google

aus der Jugendzeit an den Epiphysenlinien abgesehen) ihnen derart angepasst, dass sie ihnen mit einem Minimum an Material widerstehen, also sie enthalten nichts Ueberflüssiges, Nichtgespanntes, und das Vorhandene ist den gegebenen Verhältnissen entsprechend zweckmässig angebracht.

Bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse ist zu berücksichtigen, dass selbst so variable Gebilde wie Sesambeine eine ihrer besonderen, sei es constanten oder variablen Druckrichtung angepasste Structur erlangen; ja sogar an abnormen Gebilden, wie spongiösen Exostosen und selbst periostitischen Auflagerungen, kommt beim Fehlen anderer störender Momente eine den oben genannten Einwirkungen entsprechende statische Structur vollkommen ausgebildet vor[1]), wie auch an Knochenvorsprüngen, die als Varietäten auftreten, so z. B. an dem *Processus trochlearis* des Fersenbeines, welcher in Gestalt und Structur vollkommen dem Druck der Sehne des *Peroneus longus*, eventuell noch der Wirkung des *Peroneus brevis* angepasst ist und bei starker Entwickelung sogar durch gegen die Umgebung etwas abgesetzte Grenzen geradezu zu einer „functionellen Gestalt" individualisirt ist. Auch der *Processus supracondyloideus humeri* lässt, wenn er spongiöse Substanz enthält, deutlich eine functionelle Structur erkennen.

Bei dieser Fassung der functionellen Gestalt sind jedoch zwei zunächst in ihrer Localisation wesentlich verschiedene Wirkungen als gleichwerthig angenommen, welche aber auch weder in statischem Sinne noch in ihrer gestaltenden Wirkungsgrösse gleichwerthig sind. Dies betrifft die *von den „überknorpelten" Flächen* (also den Berührungsflächen der Scelettheile) aus *stattfindenden Druckwirkungen* und die von den Anheftungsstellen der Muskeln und Bänder aus stattfindenden Zugwirkungen einerseits und die auf die *mit „Periost" oder Endost bekleideten Flächen* stattfindenden Druck- (nicht Zug-) Wirkungen andererseits.

Letztere Druckwirkungen sind meist schwach im Verhältniss zu ersteren Beanspruchungen, weshalb die innere Structur nur wenig

[1]) Ich besitze einen Humerus mit periostitischer aber in trajectoriellen Curven ausgebildeter Torsionsstructur auf der unteren Hälfte der hinteren Oberfläche.

Digitized by Google

an sie angepasst ist; trotzdem zeigt es sich aber, dass gerade diese Einwirkungen einen ganz unverhältnissmässig hohen Einfluss auf die Gestalt der Knochen ausüben, welcher Einfluss die durch die ersteren, viel kräftigeren Beanspruchungen bedingte Gestalt erheblich abzuändern vermag.

Wenn man nun verlangt, dass die Widerstandleistungen gegen die Wirkungen der ersteren Gruppe, weil diese Wirkungen die kräftigeren sind, und weil ihr Widerstand für die Functionen des Individuums wichtiger ist, mit dem Minimum an Material geschehe und wenn man nur eine solche Gestalt als „functionelle Gestalt" bezeichnen will, dann bieten die meisten Scelettheile hochgradige Abweichungen von der functionellen Gestalt dar (S. 737) in Folge der andauernden Wirkung des Flächendruckes der Nachbarorgane, zufolge dessen z. B. die Tibia einen dreiseitigen statt elliptischen Querschnitt besitzt.

Da sich jedoch diesem „seitlichen" Druck, wo er stark ist, wie z. B. beim Würfelbein an der gleichfalls individualisirten Anlagerungsstelle der Sehne des *M. peroneus longus* oder an dem erwähnten *Processus trochlearis* des Fersenbeines, auch die Structur des Knochens deutlich angepasst zeigt, da dieser Druck also die innere Gestaltung der Knochen in entsprechender zweckmässiger Weise beeinflusst, so darf diese gestaltende Componente wenigstens bei der Beurtheilung der functionellen Structur nicht unberücksichtigt bleiben. Doch ist dieser in's Innere fortgepflanzte Druck eben nicht mehr Druck auf das Periost, sondern schon in der Knochensubstanz fortgepflanzter Druck wie der andere Druck.

Diese Eigenschaft der mit Periost überkleideten Knochenflächen, dem Druck (nicht dem Zug) so leicht durch Schwund oder Wachsthumshemmung nachzugeben (S. 735), wie sie sich z. B. in dem Schwund des Knochens durch anliegende Tumoren, selbst durch erweiterte Venen bekundet, ist nöthig, da der Knochen die Fähigkeit haben muss, dem Wachsthum der ihn ernährenden Gefässe und durchtretenden Nerven nachzugeben. Man könnte vermuthen, dieses noch räthselhafte Verhalten sei weniger dadurch bedingt, dass die dabei gedrückten, mit „Periost oder Endost" bekleideten Knochen-

Digitized by Google

flächen an sich weniger widerstandsfähig gegen Druck seien als die, vorzugsweise (aber nicht ausschliesslich, z. B. nicht an der Plantarseite des Fersenhöckers) zur Aufnahme starken Druckes dienenden „überknorpelten" Flächen; sondern es stehe damit im Zusammenhang, dass der Weichtheildruck continuirlich stattfindet, während der genannte starke Druck nur intermittirend vorkommt; gegen diese Ableitung spricht jedoch, dass der Tonus der Muskeln auch continuirlich und wohl mindestens ebenso stark als der Druck der den Knochen seitlich anliegenden Weichtheile ist, und dass die Weichtheile, welche die Extremitätenknochen, z. B. die Tibia, im genannten Sinne „deformiren", selber Muskeln sind.

[**17**] Die beim Erwachsenen unter ganz normalen Verhältnissen vorhandene „functionelle Structur" der Scelettheile betrifft indess nur die Richtung, Dicke und Dichtheit in der Lagerung der die Substantia spongiosa zusammensetzenden „statischen Elementartheile" (S. 703), also der Knochenbälkchen, respective Plättchen oder Röhrchen sowie die Dicke der Compacta, nicht aber z. B. die Richtung der Havers'schen Lamellensysteme in der *Substantia compacta* und den inneren Bau der genannten Elementartheile der Spongiosa, denn diese sind häufig derart gerichtet respective gebaut, dass sie nicht die höchste innerliche Widerstandsfähigkeit ausnutzen können (S. 718). Auch scheint die „Maschenweite" der Spongiosa ausser von der Beanspruchungsweise etwas von individuellen Bildungsmechanismen abhängig zu sein, da sie bei verschiedenen Individuen, selbst in den wohl bei verschiedenen Individuen noch am gleichmässigsten beanspruchten Fusswurzelknochen, erhebliche Verschiedenheiten darbietet.

Da nach pathologischen Aenderungen der Gestalt der Knochen, z. B. nach schief geheilten Fracturen, eine den neuen Druckrichtungen angepasste Structur im Laufe längerer Zeit allmählich sich ausbildet (J. Wolff), so ist die Annahme gestattet, dass auch die normale functionelle Structur der Scelettheile des Erwachsenen, ausser durch specielle ererbte Gestaltungsmechanismen, unter Mithilfe dieses allgemeinen Gestaltungsprincipes der functionellen Anpassung entsteht. Gleichwohl aber findet man bei genauer

Digitized by Google

Besichtigung auch an normalen Knochen Erwachsener noch vereinzelt Bälkchen, welche auch bei anscheinend constanter Druckrichtung nicht in einer der Richtungen stärkster Beanspruchung gelegen sind (S. 721); diese rühren wohl noch von der Periode des, mit steten inneren Umänderungen verbundenen, Wachsthums her, sind nicht ganz entlastet und werden daher nur sehr langsam durch Resorption auf der einen und Apposition auf der anderen Seite zur nächsten Hauptrichtung umgearbeitet; oder in anderen Fällen genügt anscheinend schon die geringe durch die Arterienpulsation hervorgebrachte intermittirende Erschütterung und Spannung, um die häufig beobachtete, die A. nutritia im Innern der Markhöhle in Form einer Röhre umgebende Knochensubstanz vor Schwund zu bewahren und beim Wachsthum des Gefässes gleichzeitig mit der inneren Resorption aussen Auflagerung zu veranlassen.

Meist aber erkennt man bei genauer Berücksichtigung aller an den betreffenden Knochen wirksamen Aussenkräfte, dass die auf den ersten Blick scheinbar nicht in Richtung einer stärksten Beanspruchung stehenden Bälkchen doch einer solchen Richtung entsprechen. Dies ist besonders erwähnenswerth für die Bälkchen, welche der Torsion Widerstand leisten (v. Recklinghausen)[1]), da deren Bedeutung bisher zumeist verkannt worden war. Ferner hat noch jüngst zu Missdeutungen Veranlassung gegeben das Uebersehen des Momentes, dass nur an solchen Stellen der Knochen rechtwinkelige Spongiosa-Maschen der Function entsprechen und daher sich vorfinden, wo der Druck, respective Zug immer genau in ein und derselben Richtung wirkt; während andererseits an Stellen, wo die Druckrichtung wechselt, die indifferente Form der Spongiosa mit rundlichen (s. S. 706 Anm., 709), kleineren (S. 710 Anm.) Maschen nöthig ist, so z. B. allenthalben da, wo der Druck von dem relativ weichen Gelenkknorpel (S. 719 Anm.) aus auf Knochen übertragen wird. Erst weiter innen im knöchernen Scelettheile ist vollkommene Constanz der Druckrichtung vorhanden; und da findet sich dann auch, beim Erwachsenen rein ausgebildet, die Structur der

[1]) v. Recklinghausen, Ueber normale und pathologische Architecturen der Knochen. Deutsche med. Wochenschr. 1893. Nr. 21.

Digitized by Google

Spongiosa rectangulata ordinata mit ihren continuirlich durch grosse Strecken durchgehenden Balkenzügen (s. S. 707).

Auf dem Vermögen der Knochen zur functionellen Anpassung beruht die „functionelle Orthopädie" (Roux, s. II, S. 160), d. h. die Corrigirung abnormer [**18**] Formen der Stützorgane und Bänder durch künstliche Herstellung der Bedingungen zu normaler Functionirung, wonach dann die entsprechende normale Form und Structur der Organe beim Gebrauche allmählich von selber sich herstellt, ein Verfahren, welches besonders von Jul. Wolff ausgebildet und mit Erfolg verwerthet worden ist (s. S. 731).

Nicht blos passiv thätige Organe, wie Knochen und Bänder, sondern auch activ thätige Organe, wie Muskeln und Drüsen, haben eine ihrer besonderen Function mehr oder weniger vollkommen angepasste Gestalt und Structur, die dann zum Unterschied von ersterer auch als dynamische Gestalt und Structur (Roux) zu bezeichnen sind. Der linke Herzventrikel z. B. besitzt fast vollkommen dynamische Gestalt und Structur, während die Gestalt des rechten Ventrikels und der Vorhöfe vorzugsweise ihrer Umgebung angepasst ist; wohl aber entspricht ihre Structur wieder vollkommen dieser Gestalt und der durch sie bedingten Functionsweise. Die Structur und zum grössten Theil auch die Gestalt der Blutgefässe, der Gallenblase, der Harnblase und des Darmrohres sind gleichfalls als „functionell sive dynamisch" im obigen Sinne zu bezeichnen.

Alle diese erwähnten Gestalt- und Structurverhältnisse werden durch die Vollziehung der betreffenden Functionen unbeabsichtigt und unbewusst von uns vervollkommnet, wie die entsprechenden Hypertrophien bei Hindernissen für die Entleerung dieser Hohlorgane beweisen.

Absichtliche Verrichtung von Functionen zum Zwecke der Anpassung an dieselben bezeichnen wir als „Uebung". Da es jedoch nicht rathsam erschien, den Bedeutungsumfang dieses volksthümlichen Ausdruckes willkürlich zu vergrössern und auf Unbewusstes und Unbeabsichtigtes, ja eventuell Schädliches (s. S. 352), gern Vermiedenes auszudehnen und so von „Uebung" der Knochenbälkchen und der Blutgefässe oder der Fasern des Trommelfelles oder einer Exostose etc.

Digitized by Google

zu sprechen, so wurde für das ganze Gebiet dieser directen, durch die Vollziehung der Function bedingten Anpassungsvorgänge vom Verfasser der Ausdruck „functionelle Anpassung" vorgeschlagen und ohne Widerspruch allgemein angenommen.

Auf der functionellen Anpassung beruht alles geistige und körperliche Lernen, sowie das Gewöhnen. Sie ist also auch die Grundlage aller Cultur und aller menschlichen Thätigkeit überhaupt.

Zur Erklärung dieser Function hielt man bis vor Kurzem die „functionelle Hyperämie" für ausreichend, d. h. für die an den Weichtheilen beobachtete Thatsache, dass die Organe während, resp. nach der Functionirung mehr Blut zugeführt erhalten als bei Unthätigkeit. Dadurch lassen sich jedoch die feineren Erscheinungen der functionellen Anpassung, aus denen sich die grösseren Veränderungen zumeist erst integriren: z. B. die dimensionale Hypertrophie und Atrophie, die Anpassung im Gehirn und Rückenmark, die functionelle Structur der Organe, nicht erklären, da diese Formverhältnisse viel kleiner, feiner sind als die Weite der Capillarmaschen. Auch bekunden die Thatsachen, dass selbst bei Verringerung der Nahrungszufuhrgelegenheit (bei unvollkommener Inanition oder nach Verschluss eines zuführenden Arterienstammes) die thätigen Organe sich oft noch wohl erhalten, ja hypertrophiren können, und zwar auf Kosten der unthätigen Organe.

Eine vollkommene Theorie der functionellen Anpassung hat Verfasser (s. Nr. 4) auf die Annahme gegründet, dass der „functionelle" Reiz, resp. der „Act der Vollziehung der Function" (bei Muskeln und Drüsen), speciell bei den Knochen, die durch Druck und Zug bewirkte Erschütterung und Spannung einen trophischen Reiz auf die Zellen ausüben, zufolge dessen dieselben unter vermehrter Nahrungsaufnahme wachsen, event. sich vermehren (resp. die Osteoblasten an den Stellen stärkeren Reizes mehr Knochen bilden); während umgekehrt bei dauernder Inactivität durch Fehlen dieser Reize die Ernährung der Zellen sinkt, so dass sie das Verbrauchte nicht genügend ersetzen [**19**] (resp. die Knochensubstanz allmählich ihre Widerstandsfähigkeit gegen die in Folge der Inactivität gebildeten Osteoklasten,

Digitized by Google

ohne oder mit Betheiligung von andrängenden anderen Organen verliert). Vielfach ist dabei betheiligt ein Kampf der Organe um den Raum, bei Nahrungsmangel auch um die Nahrung, ein Kampf, welcher ursprünglich wesentlich zur Ausbildung und zur Herrschaft derjenigen Gewebsqualitäten beitragen musste, die durch den functionellen Reiz trophisch erregt und so gekräftigt wurden[1]).

Literatur: Ausser den vorstehenden Abhandlungen dieses Bandes besonders: H. Strasser, Zur Kenntniss der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln 1883. — Jul. Wolff, Ueber die innere Architectur der Knochen. Virchow's Arch. 1870, L. — Derselbe, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892. — W. Roux, Kritisches Referat über letzteres Werk Wolff's. Berliner klin. Wochenschr. 1893, Nr. 21 u. f. — H. Nothnagel, Ueber Anpassungen und Ausgleichungen bei patholog. Zuständen: I. Muskeln, II. Drüsen, III. Blutgefässe. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 10, 11 und 15; sowie: Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen. Vortrag z. internat. med. Congr. in Rom. Wiener med. Blätter 1894, April. — Gust. Tornier, Das Entstehen der Gelenkformen. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. I. 1894 und 1895.

1) Die bis hierher in diesem Bande vereinigten Abhandlungen stellen zugleich eine wesentliche Erweiterung des Lamarck'schen Principes durch Ausdehnung der directen, speciell der „functionellen" Anpassung von der früheren Anwendung desselben blos zur Ableitung der groben zweckmässigen Gestalt der Organe auf die functionelle Structur und die aus ihr sich integrirende functionelle Gestalt der Organe, sowie eine mechanische Erklärung dieses Principes dar.

Dieser Inhalt und die S. 410 u. f. gegebene neue Ableitung der ersten Entstehung des Lebens scheint dem bezüglichen Referenten in Merkel-Bonnet's Ergebnissen Bd. III, 1893, dem Verfasser des Artikels: „Alte und neue Probleme der Phylogenese", Henry Fairfield Osborn unbekannt geblieben zu sein.

Digitized by Google

Nr. 12.

Ueber eine im Knochen lebende Gruppe von Fadenpilzen[1])

(Mycelites ossifragus).

1887.

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XLV. Leipzig, Wilhelm Engelmann 1887.

Hiezu Tafel III.

Inhalt.

	Seite
I. Thatsachen	770
Eigenthümliche Canäle in der Rippe von Rhytina Stelleri	770
Charaktere der Canäle	770
Scheidewände	773
Schläuche	775
Weiteres Vorkommen ähnlicher Canäle in fossilen Knochen	776
Charaktere derselben	781
II. Bedeutung der neuen Canäle	785
Sie sind keine normalen Bildungen	785
Sie entstanden nach der Bildung des Knochens	785
Entstehungsursachen	786
Mögliche anorganische Ursachen	787
Mögliche organische Ursachen:	789
a) des Thierreiches	789
b) des Protistenreiches	790
c) des Pflanzenreiches	791

1) Eine vorläufige Mittheilung über dieses Thema findet sich unter dem objectiveren Titel: „Ueber eigenartige Kanäle in recenten und fossilen Knochen“ im „anatom. Anzeiger“ Bd. I, 1886, Nr. 11, S. 276.

Digitized by Google

Seite
Algen 791
Pilze 792
Bedeutung der Scheidewände 793
Bedeutung dieser Canäle für die Zerstörung der Urkunden der Stammesgeschichte 801

[**227**] In Knochenschliffen aus einem Rippenstück der Rhytina Stelleri, welches ich durch Vermittelung des Herrn Prof. Hasse der Güte des Freiherrn E. von Nordenskjöld verdanke, fielen mir eigenthümliche Streifenbildungen auf, welche die Knochensubstanz der Havers'schen Lamellensysteme auf grosse Strecken hin in verschiedenen Richtungen durchsetzen. Diese Streifen sind parallel contourirt und bestehen aus weniger glänzender Substanz, als das umgebende Knochengewebe, und wenn, wie es häufig der Fall ist, die Streifen sich so stark aus der Schliffebene herausbiegen, dass ihr optischer Querschnitt eingestellt werden kann, so zeigt sich letzterer stets kreisrund. Die Bildungen konnten somit nicht blos als Spalten aufgefasst werden, von denen sie sich auch durch den Mangel scharfer Ecken und sonstiger feinerer Merkmale augenfällig unterschieden. Nachdem durch Behandlung mit Chloroform der Canadabalsam aus den Schliffen entfernt war, zeigten sich die Bildungen als mit Luft erfüllte runde Canäle in der Knochensubstanz, deren genaueres Verhalten wir nun kennen lernen wollen.

Allen bezüglichen Bildungen kommt eine Anzahl übereinstimmender besonderer Eigenschaften zu, welche die Zusammengehörigkeit derselben bekunden und zum Theil zugleich dazu dienen können, sie von den sonstigen in der Knochensubstanz vorkommenden Canalbildungen, von den Havers'schen Blutgefässcanälen und den Ausläufern der Knochenkörperchen, trotz mancher übereinstimmender Eigenschaften zu unterscheiden.

[**228**] Unsere Canäle wechseln in der Weite zwischen 2 und 6 μ (0,002—0,006 mm); meist aber beträgt ihr Durchmesser 4 μ. Die Havers'schen Canäle variiren zwischen 8—200 μ Querdurchmesser und die mittlere Weite beträgt im compacten Knochen der Rhytina-

Digitized by Google

rippe etwa 20—50 μ. Sie sind somit viel weiter, während die Ausläufer der sogenannten „Knochenkörperchen", d. h. derjenigen Hohlräume in der Knochensubstanz, innerhalb deren die Knochenzellen während des Lebens sich befanden, mit ihren zwischen 0,4—0,9 μ schwankenden Durchmessern fünf- bis zehnmal enger sind. Charakteristischer aber als dieses Verhalten sind die Eigenthümlichkeiten im Verlaufe der Canäle. Die Blutgefässcanäle sind stets von concentrischen Lamellen von Knochensubstanz, den Havers'schen Lamellen umgeben, sofern der Canal nicht eben erst durch Usur schon vorhandener Knochensubstanz entstanden ist und sich dann durch seine zwanzig- und mehrmal grössere Weite von unseren Canälen unterscheidet. Diese letzteren dagegen durchbrechen die Havers'schen Lamellensysteme in den verschiedensten Richtungen. Dasselbe thun indess auch die Ausläufer der Knochenkörperchen, wenn auch unter Vorherrschen der radiären Richtung; doch erstrecken sich diese Ausläufer stets nur bis zu benachbarten anderen Knochenkörperchen, oder, bei den direct den Blutgefässcanälen benachbarten Knochenkörperchen, bis zu diesen hin; während unsere Canäle nicht blos häufig alle Lamellen eines solchen concentrischen Lamellensystems durchbrechen, sondern gelegentlich auch noch durch ein zweites (s. Fig. 1) und ein drittes System innerhalb eines einzigen Schliffes verfolgbar sind. Nicht selten kommt es vor, dass Canäle längs der Grenze zweier benachbarter Havers'scher Lamellensysteme oder zwischen zwei Lamellen desselben Systemes verlaufen und daher das zugehörige Blutgefäss im Bogen umziehen (s. Fig. 2).

Alle drei Arten von Canälen gehen Verästelungen ein. Bei den beiderlei normalen Canälen gilt jedoch im Allgemeinen die Regel, dass jeder der Aeste dünner ist als der Stamm, weil sie dazu dienen, den Inhalt des Stammes auf grössere, aus einander liegende Gebiete zu vertheilen. Bei unseren Canälen dagegen sind in der Regel die Aeste eben so stark als der Stamm, wenn schon auch das andere Verhalten gelegentlich vorkommt, oder der eine, alsdann gewöhnlich mehr die Richtung des Stammes fortsetzende Ast auch die Dicke des Stammes beibehält, während der seitlich abgehende Ast dünner ist. Unsere Canäle behalten also, so oft sie sich auch verzweigen, zumeist

Digitized by Google

die gleiche Dicke wie am Anfang; oder wenn einige Aeste feiner waren, so gehen weiter peripher aus ihnen wieder Aeste von der Stärke des ursprünglichen [**229**] Stammes hervor (s. Fig. 3), während man an den Blutgefässen bei schwacher Vergrösserung sehr gut sieht, wie diese mit der weiteren Verzweigung immer feiner werden. Die Verästelungsstelle selber ist bei unseren Canälen gewöhnlich nicht erweitert, manchmal sogar etwas eingeschnürt (s. Fig. 3); bei den Blutgefässcanälen dagegen hebt sich der Ast stets mit dem von mir beschriebenen (siehe Nr. 1 u. 2), hydrodynamisch bedingten und gestalteten Ursprungskegel allmählich aus dem Stamme empor, wodurch letzterer selber an der Verzweigungsstelle auch eine allmähliche Verbreiterung innerhalb der Verzweigungsebene erfährt. Ein weiterer sehr charakteristischer Unterschied besteht darin, dass jede der beiderlei normalen Arten von Canälen sich mit ihren Zweigen vielfach netzförmig unter einander verbinden, während unsere Canäle, auch wenn sie so reichlich und dicht bei einander liegen, dass sie auf den ersten Blick ein dichtmaschiges Netzwerk zu bilden scheinen, doch bei genauerer Betrachtung mit stärkerer Vergrösserung fast immer deutlich erkennen lassen, dass keine geschlossenen Maschen vorhanden sind, dass die Canäle immer blos nach einer Seite hin, nämlich im Verlaufe der Richtung auf den Stamm hin zusammenmünden, welcher letztere eben hierdurch allein als solcher kenntlich wird, da ihm eine Ueberlegenheit in der Stärke abgeht. Es liegt also blos ein dichtes Geäst eventuell zugleich auch ein Geflecht, nicht aber ein Netzwerk vor (s. Fig. 1). Dem entsprechend sind bei den physiologischen Canälen blinde Enden sehr selten, während sie an unseren Canälen allenthalben aufgefunden werden können. Diese blinden Enden sind gewöhnlich einfach abgerundet, manchmal aber ein wenig kolbenförmig erweitert, oder seltener ein wenig verjüngt.

Der Ursprung der Stämme unserer Canäle findet meist aus den grösseren, manchmal auch aus feineren Blutgefässcanälen statt, von welchen aus sie, wie erwähnt, die Knochensubstanz der benachbarten Havers'schen Lamellensysteme in den verschiedensten Richtungen, Anfangs manchmal mit Vorherrschen der radiären Richtung

Digitized by Google

durchbrechen. Unmittelbar neben dem Gefässcanal finden sie sich gewöhnlich in grösserer Zahl vor und bilden ein enges Geflecht (s. Fig. 1). Der grössere Theil der Canäle endigt jedoch schon nach kurzem Verlaufe blind und nur ein kleinerer Theil setzt sich unter mannigfachen Verästelungen weiter fort. An manchen Stellen sind die Verästelungen nur spärlich vorhanden (Fig. 1), an anderen dagegen reichlicher (Fig. 3). Erwähnenswerth erscheint es noch, dass bei diesen Durchbrechungen der Knochensubstanz wenn überhaupt, jedenfalls nur äusserst selten, einige [**230**] der doch so reichlich eingestreuten Knochenkörperchen eröffnet werden; meist dagegen gelingt es, an den Stellen solcher scheinbarer Communicationen der Canäle mit den Knochenkörperchen unter Anwendung stärkerer Vergrösserung zu erkennen, dass der Canal dicht ober- oder unterhalb des Knochenkörperchens vorbeiläuft, ohne mit letzterem zu communiciren.

An den noch in Canadabalsam liegenden Präparaten wurden einige Male deutliche quergestellte Scheidewände wahrgenommen, welche das Lumen des Canales in getrennte Abtheilungen sonderten. Letzteres Verhalten war besonders deutlich, wenn auf der einen Seite von dem Septum der Canal mit Luft erfüllt war. Der Luftcylinder endigte dann am Septum deutlich mit einem queren Contour, während das andere im Verlaufe des Canales gelegene freie Ende des Luftcylinders eine in Folge der Capillarität entstehende abgerundete Grenze gegen die Flüssigkeitsschicht des Canadabalsams darbot. Sehr häufig werden aber Scheidewände vorgetäuscht, wenn ein Canal sich schroff umbiegt, oder einen Ast in die Tiefe sendet, oder wenn eine Knochenfaser oder ein Ausläufer eines Knochenkörperchens dicht über oder unter einem der Canäle quer hinwegläuft. Letzteren Falles erkennt man dann bei genauerem Zusehen, dass eines oder beide Enden dieses Gebildes über den betreffenden Längscontour des Canales hinaus sich erstrecken.

Nach Entkalkung eines des Canadabalsams beraubten Schliffes mit 5%iger Salzsäure traten die Scheidewände deutlicher hervor und konnten in manchen Canälen in Abständen vom 15—20fachen des Querdurchmessers der Canäle, ja an einzelnen Stellen in noch geringeren

Digitized by Google

Entfernungen von einander, wahrgenommen werden (s. Fig. 3). Ihre Dicke schwankt zwischen 0,4 und 0,6 μ. An manchen Stellen des Präparates dagegen waren in den Canälen Scheidewände nicht oder nur sehr spärlich auffindbar. Die Scheidewände bestehen aus glänzender Substanz und durchsetzten das Lumen theils in rein querer (Fig. 4 *a*), theils auch in etwas schiefer (Fig. 4 *b* und *h*) Richtung. Sie sind theils gerade, theils etwas gebogen (Fig. 4 *c* und *g*) und in Bezug auf ihre Dicke entweder allenthalben im freien Verlauf gleich dick, oder in der Mitte etwas verdickt. Manchmal ist blos das Septum vorhanden (Fig. 4 *c*); in anderen Fällen steht es in Verbindung mit einer dünnen Schicht einer das Lumen des Canales auskleidenden Substanz, welche denselben Glanz und leicht gelblichen Schimmer zeigt, wie die des Septums selber (Fig. 4 *a*, *b*, *f*). In einigen Fällen zeigt dieses eine oder zwei Durchbrechungen (Fig. 4 *d* und *e*), oder es ist blos ein ringförmiger Ansatz im Innern des Canales wahrnehmbar, der vielleicht als Rest eines zerstörten Septums aufzufassen ist. Von besonderer Wichtigkeit ist das [**231**] Verhalten des äusseren Contours der Canäle neben den Scheidewänden. Derselbe läuft nämlich daselbst nicht immer glatt und dem der anderen Seite parallel fort, sondern ist häufig von einer Seite oder von beiden Seiten her deutlich eingezogen, so dass also der Knochencanal daselbst ein wenig verjüngt ist (Fig. 4 *g*, *h*). Nicht selten aber auch ist dicht vor dieser Verjüngung der Canal auf einer oder auf beiden Seiten der Membran ein wenig erweitert (Fig. 4 *f*, *i*). Auch ist manchmal der auf der einen Seite des Septums gelegene Canal enger als der auf der anderen Seite (*f*). Die Septumbildung ist also häufig zugleich verknüpft mit bestimmten Umformungen des Canales selber an der betreffenden Stelle und die Aenderung des Lumens kann sich dann auf einer Seite von dem Septum noch weiterhin fort-erhalten.

Bei Behandlung der Präparate mit Jod und Schwefelsäure, so wie mit Chlorzinkjodlösung konnte trotz der vorausgegangenen Behandlung der Präparate mit schwacher Salzsäure eine blaue Färbung an der Substanz der Scheidewände und der manchmal vorhandenen sogleich zu beschreibenden Schläuche nicht wahrgenommen werden;

Digitized by Google

und dasselbe negative Resultat ergab sich auch nach vorheriger Behandlung des Objectes mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure.

Auch an nicht neben den Scheidewänden gelegenen Stellen der Canäle konnte auf kleine Strecken hin eine die Knochencanäle auskleidende besondere glänzende Wandungsschicht von 0,3—0,6 μ deutlich wahrgenommen werden, die sich dann an ihrem Ende scharf gegen den blos von der anliegenden Knochensubstanz gebildeten schmalen, gleichfalls aber doppelt contourirt erscheinenden Abgrenzungscontour absetzte. An einigen Stellen gelang es sogar, diese Schläuche isolirt wahrzunehmen. In einigen Havers'schen Canälen waren nämlich die Blutgefässwände noch wohlerhalten, hatten sich aber bei der Behandlung mit Salzsäure von der Wandung des knöchernen Canales zurückgezogen. In dem dadurch zwischen beiden entstandenen freien Raume sah ich einige Male die Schläuche frei aus ihren Knochencanälchen heraus und nach dem Blutgefäss herüber treten, wie dies Fig. 2 darstellt. Zugleich ist auf dieser Figur eine besondere, relativ seltene Form unserer Canäle abgebildet, die sich dadurch auszeichnet, dass der Canal eng beginnt und in seinem Verlauf nach der Peripherie des Havers'schen Lamellensystemes sich keulenartig erweitert. An den entkalkten Schnitten ist häufig in den Canälen ein gelblich glänzender Inhalt von bröckeliger oder unregelmässig gefalteter, häutiger Gestalt wahrnehmbar. Die Grenzcontouren der Knochencanäle sind nicht glatt, sondern jeder der beiderseitigen Contouren macht fortwährend vielfache feine, denen des anderen nicht ent- [232] sprechende Biegungen, so dass unsere obige Angabe der gleichweiten Beschaffenheit und der daraus sich ergebenden parallelen Contourirung der Canäle nur in der Weise aufzufassen ist, dass trotz dieser fortwährenden feinen Schwankungen der Canal auf grosse Strecken hin annähernd dieselbe Weite behält (Fig 1).

Die Verbreitung unserer Canäle in dem ganzen Querschnitt der Rippe angehend, ist zu erwähnen, dass sie nur im inneren Theile des Knochens sich vorfinden, innerhalb einer Rindenzone von 2—3 mm dagegen fehlen. Das damit allein als Ausbreitungsgebiet der Canäle verbleibende Binnenfeld von ca. 30 qcm Flächeninhalt ist aber in seiner Knochensubtanz in nichts erkennbar verschieden von

Digitized by Google

der Rindenzone, sondern es ist wie diese durchaus aus compacter, harter, unverwitterter Knochensubstanz gebildet. (Ueber die auffallende Thatsache, dass so langgestreckte Knochen im Inneren weder eine Markhöhle, noch, abgesehen von den Enden der Rippe, auch nur schwammige Substanz haben, welches Verhalten die Veranlassung zu meiner Untersuchung dieser Knochen war, habe ich anderen Ortes Weiteres mitgetheilt, s. S. 442). Die Vertheilung unserer Canäle in diesem compacten Binnenfelde ist eine unregelmässige; sie schliesst sich, wie erwähnt, an die Havers'schen Canäle, aber mit Auslassung vieler derselben, an. Von einander benachbarten der letzteren aus findet manchmal ein Uebergreifen unserer Canäle in die gegenseitigen Ursprungsgebiete statt; während andererseits auch nicht selten die canalisirten Stellen durch mehrere qcm grosse, uncanalisirte Felder von einander getrennt sind. Um die spärlichen grösseren Blutgefässcanäle von 30—60 μ Durchmesser sind die Geflechte reichlicher entwickelt, am reichlichsten um den einzigen im Inneren sich findenden grossen Canal von 2,5 mm Durchmesser.

Herr Professor Hasse, welchem ich die vorstehend geschilderten Bildungen demonstrirte, entsann sich, ähnliche Bildungen an fossilen Wirbeln gesehen und auch auf einigen Abbildungen [1]) seines Werkes über das natürliche System der Elasmobranchier andeutungsweise mit dargestellt zu haben. Er war zugleich so gütig, mir seine reiche Sammlung von Schliffen fossiler Wirbel zur Durchsicht anzubieten und mir die nöthige Auskunft über die Herkunft der einzelnen Stücke zu ertheilen. Bei dieser Durchsicht fanden sich in vielen der Wirbel Bildungen mit wesentlich denselben Charakteren, als die vorstehend beschriebenen, und zwar nicht blos im Knochen-, sondern auch im Knorpelgewebe. Auch die Weite der Canäle ist zum Theil ganz die- [233] selbe, zum Theil schwankt sie um diese Grösse als Mittelwerth.

Da die Wirbel aus verschiedenen Formationen der Erdrinde stammen, so lasse ich zunächst eine Uebersicht derjenigen Systeme und Abtheilungen folgen, in denen Wirbel mit solchen

[1]) C. Hasse, Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwickelung der Wirbelsäule. Jena 1879. Taf. XVIII, Fig. 25 u. 26.

Digitized by Google

Canälen gefunden worden sind, unter gleichzeitiger Angabe der betreffenden Thiergattung und des von den Canälen durchsetzten Gewebes.

Tertiärsystem.

Pliocän: Crag, Antwerpen: Raja (Knorpel).

Miocän: Molasse von Pfullendorf: Squatina (Knorpel); Squatinorajidae (Knorpel), unbestimmte Teleostier (Fig. 6) und Saurier (Knochen).
Molasse von Baltringen bei Biberach: unbestimmter Teleostier.

Oligocän: Osterweddingen: Squatina (Knorpel).
Grobkalk von Dieckholz: Otodus (Knorpel).
Königsberg i. Pr.: unbestimmter Selachier.

Eocän: Eisenerz von Kressenberg: Ganoide (in verkalktem Knorpel) und Otodus (Knorpel).
Claiborne, Alabama: Otodus (Knorpel).
Ellerberk: Trygon und Rhinobatus (Knorpel).

Kreidesystem.

Senon: Ciply, Maastricht: Galeus, Raja, Astrape, Squatina, Otodus, Myliobatis (Knorpel), unbestimmter Teleostier (Knochen).
Aachen: Squatina, Myliobatis (Knorpel).
Orel, Russland: Oxyrhina (Knochen), Saurier (Knorpel).

Turon: Pläner Kalk, Strehlen: Lamna (Fig. 10), Squatina, Rhinobatus (Knorpel).
Pläner Kalk, Weisskohla: Otodus (Knorpel).

Cenoman: —

Gault: Aptien, St. Dizier: Trygon (Knorpel).

Neocom: —
Unbestimmt: Kreide von Südindien: Ichthyosaurus (im Knochen).

Digitized by Google

Jurasystem.

Obere Abtheilg.: Baden: Saurier (Knochen).
Kimmeridge-Clay, Chotoverhill: Saurier (Knochen).
Längerke, Hannover: Saurier (Knochen).
?: Streptospondylus (Knochen).

[234] Mittlere Abtheilg.: Dives, Normandie: Teleosaurus (im Knorpel, wenige auch im Knochen) (Fig. 8 u. 11).

Untere Abtheilg.: —

Triassystem.

Keuper: Ilminster, Zone der Avicula contorta: Thecodontosaurus (im Knochen und verkalkten Knorpel [Fig. 9]).

Muschelkalk: Reifflinger Kalk: Ichthyosaurus (im Knochen und Knorpel) (Fig. 12).

Vermisst dagegen wurden unsere Canäle in den Wirbeln aus folgenden Fundstätten:

Tertiärsystem.

Pliocän: Mengebostel, Hannover.

Miocän: Grüneberg, Bayern: Teleostier.
Molasse von Marbelshofen, Allgäu: Pristis.
Molasse von Baltringen: Pristis.
Muschelsandstein, Würenlos: Carcharias, Galeocerdo.
St. Médard, Gironde: Galeocerdo.

Oligocän: Thallergraben: Galeocerdo.

Eocän: London-Clay, Sheppey: unbestimmter Selachier, Otodus und unbestimmter Teleostier.
London-Clay, Barton: unbest. Teleostier.

Kreidesystem.

Mittlere, von Jerusalem: Teleostier.

Jurasystem.

Obere Abtheilg.: Nusplingen: Squatina.
Solenhofen: Cestracion, Scyllium, Polypterus.
Eichstätt: Notidanus.

Digitized by Google

Kimmeridge Linden: unbestimmter Teleostier.
Kelheim, lithogr. Schiefer: Scyllium, Squatina, Cricosaurus.

Mittlere Abtheilg.: Dives, Etage callovien: Myliobatis.

Untere Abtheilg.: Lyme regis, England: Cestracion, Squaloraja, Plesiosaurus, Ichthyosaurus (weder im Knorpel noch im Knochen).
Boll, Württemberg: Ichthyosaurus.
Altdorf, Franken: Teleosaurus, Ichthyosaurus.

Triassystem.

Keuper: Lettenkohle, Molsdorf, Thüringen: Nothosaurus.

[235] Lettenkohle, unbestimmt: Coccosteus oblongus.
Laineck, Nothosaurus.
Muschelkalk, oberer, von Saarlouis: Nothosaurus; unterer, Wellenkalk von Lauffenberg: unbestimmter Teleostier.
Buntsandstein, Commern: Nothosaurus.
unbestimmt, Südafrika: Dicynodon.

Dyassystem.

Kunovà, Böhmen: Saurier.
Rakonitz, Böhmen: Phanerosaurus.
Richelsdorf, Hessen: Proterosaurus.

Carbonsystem.

Plattenkohle, Nyrschau, Pilsen: Teleostier.
Longton, Staffordshire: Rhomboptychius.
Cerluke, Schottland: Megalichthys.

Es ist noch hinzuzufügen, dass auch in einer Rippe des Halitherium aus dem Oligocän von Flonheim in Rheinhessen, welche ich behufs eines anderen Zweckes (s. S. 443) der Güte des Herrn Professor G. v. Koch in Darmstadt verdanke, solche Canäle nicht aufgefunden werden konnten.

Die ältesten Ablagerungen, in denen ich die beschriebenen Canäle in Wirbeln aufgefunden habe, gehören also mit der Muschel-

Digitized by Google

kalk- und Keuperformation noch dem Anfange der Secundärzeit an. Die Canäle finden sich daselbst reichlich im Knochen und verkalkten Knorpel von Thecodontosaurus und im Knochen von Ichthyosaurus, während sie dicht daneben im reinen Knorpel von Ichthyosaurus nur äusserst spärlich vorhanden sind. Erst in der Gaultformation habe ich die Canäle auch im Knorpel (von Trygon) reichlich entwickelt angetroffen. In den ältesten, der Buntsandsteinformation zugehörigen Ablagerungen der Secundärzeit jedoch, so wie in den jüngeren Formationen der Primärzeit: des Dyas- und Carbonsystemes, waren die Canäle nicht auffindbar, obgleich zahlreiche Wirbel untersucht worden sind. Aufwärts von der Buntsandsteinformation fanden sie sich dagegen in allen Hauptformationen der Secundär- und Tertiärzeit, mit Ausnahme der Liasformation und mit der weiteren Einschränkung, dass mir aus den Cenoman- und den Neocomablagerungen kein Material zur Verfügung stand.

Bezüglich der Fundstätte der Rhytinaknochen giebt Freiherr von Nordenskjöld Folgendes an[1]): „Die Rhytinaknochen liegen auf der [**236**] Behringsinsel nicht am Wasserrande, sondern auf einer mit dichtem und üppigem Gras bewachsenen Strandhöhe von 2–3 m Erhebung über dem Meere. Sie sind gewöhnlich von einer Schicht Erde und Kies von 30—50 cm Dicke bedeckt.“ Danach darf die Fundstätte vielleicht den recenten Ablagerungen zugezählt werden; noch mehr spricht dafür aber die Beschaffenheit des Knochens, welcher in Form und Qualität nicht blos durchaus unversehrt, sondern auch in seinen Blutgefässcanälen und sonstigen Hohlräumen nicht mit Mineralien erfüllt ist. Nach der Entkalkung mit Salzsäure zeigt sich die Structur der organischen Grundsubstanz des Knochens wie auch die gewebliche Structur mehrerer noch vorhandener Blutgefässe vollkommen wohl erhalten.

Den negativen Befunden über den Mangel unserer Canäle in den oben aufgeführten Ablagerungen kann natürlich bei der Beschränktheit des untersuchten Materiales eine wirklich ausschliessende Bedeu-

---

1) A. E. Freiherr von Nordenskjöld, Die Umsegelung Asiens und Europas auf der Vega. Leipzig 1882, Bd. II. S. 266.

Digitized by Google

tung nicht beigelegt werden; dies um so weniger, als auch in solchen Formationen, in denen die Canäle bei einigen Wirbeln sich vorfanden, sie bei anderen Wirbeln derselben oder einer anderen Gattung fehlten. So waren sie z. B. in den Wirbeln vom Crag (Antwerpen) bei Raja reichlich vorhanden, während sie bei Squatina, Torpedo, Carcharias und Hemigaleus nicht aufgefunden werden konnten.

Hierbei ist noch besonders zu erwähnen, dass in den Wirbeln die Canäle meist von der Oberfläche, oder auch von der grossen Höhle aus, welche nicht selten in der Mitte des Wirbels durch die Zerstörung der Chordazellen entstanden ist, eindringen. Im ersteren Falle musste es oft schon genügen, wenn nur durch nachträgliche äussere Einwirkungen die Rinde des Wirbels zerstört war, um früher vorhanden gewesene Canäle zu vernichten. Die negativen Befunde an derartig beschädigten Wirbeln sind daher in obige Tabelle über das Fehlen der Canäle nicht mit aufgenommen worden.

In den wesentlichsten Charakteren stimmen, wie schon erwähnt, die in den fossilen Wirbeln gefundenen Canäle überein mit denen der Rhytina, d. h. sie durchsetzen die Havers'schen Lamellensysteme in den verschiedensten Richtungen, verästeln sich dabei zumeist unter Beibehaltung ihrer anfänglichen Dicke, ohne sich netzförmig mit einander zu verbinden; sie endigen vielmehr mit ihren peripheren Enden blind und brechen weder in Knochenkörperchen noch in Knorpelzellräume durch; die Contouren sind nicht glatt, sondern fein und unregelmässig gewellt. Die Fig. 7—12 zeigen die leichter darstellbaren dieser Eigenschaften. Auch Scheidewände von den oben erwähnten Charakteren wurden in einem Teleostierwirbel aus dem Miocän von Brunn [**237**] bei Wien in Canälen von 6 μ Dicke, so wie in einem Wirbel des Oligocän von Königsberg i. Pr. (s. Fig. 6) aufgefunden.

Die Dicke der Canäle wechselt bei den verschiedenen fossilen Wirbeln innerhalb einer grösseren Breite, nämlich zwischen 1 und 7 μ, die Mehrzahl aber ist wieder wie Rhytina 3,5—4 μ dick. Es kommen Wirbel mit fast lauter feinen oder mit nur groben Canälen vor; die Regel ist aber, dass feine und mittlere, oder mittlere und grobe Canäle neben und unter einander sich finden. Ausserdem kommen kürzere mehrfach ausgebuchtete Canäle von 7—12μ

Digitized by Google

Weite vor, welche gewöhnlich einen besonderen, weiter unten besprochenen Inhalt besitzen.

Manche Canäle verlaufen vorwiegend gestreckt unter sehr spärlicher Verästelung, andere verästeln sich reichlich; wieder andere winden, ja schlängeln sich zugleich stark, so besonders die feineren Canäle von 1 – 1,5 μ, welche sich in dem Ichthyosauruswirbel aus dem Reifflinger Kalk (Triassystem) und in Wirbeln von Squatina aus der oberen (Senon-) Kreide von Ciply finden. Bei ihnen ist es daher unmöglich, die Canäle auf grössere Strecken im Präparate zu verfolgen und die sonst allgemeinen Eigenschaften, dass sie sich nicht netzförmig unter einander verbinden und noch bei weiterer Verzweigung ihre ursprüngliche Dicke bewahren, sicher festzustellen; es hat vielmehr an manchen Stellen den Anschein, als ob die mittelstarken Canäle bei weiterer Verzweigung die feineren hervorgehen liessen. Nicht selten sind die seitlich abgehenden Aeste nur kurz, wie eben erst beginnende Sprosse.

Vielfach sind die Canäle in einem Wirbel so reichlich entwickelt, dass sie die Knorpel- und Knochensubstanz (letztere nur in den Wirbeln von Ichthyosaurus und Teleosaurus) eines ganzen Wirbels oder wenigstens grösserer Strecken desselben vollkommen canalisirt haben, derart, dass von der eigentlichen Knochen- oder Knochengrundsubstanz nur noch dünne, die Canäle unter sich oder von den Knorpel- resp. Knochenzellhöhlen trennende Scheidewände sich vorfinden. Das Gewebe hat alsdann seinen ursprünglichen Habitus hochgradig verändert, aber bei dieser Veränderung zugleich einen so einheitlichen neuen Charakter angenommen, dass es wohl von jedem Beobachter, der noch nicht die Uebergangsformen gesehen hat, für eine besondere Gewebeformation, für ein besonderes Parenchym gehalten werden würde. Die pseudoparenchymatöse Natur desselben lässt sich dann nur an den Grenzbezirken des von der Canalisation ergriffenen Theiles gegen etwa noch vorhandenes unverändertes Gewebe erkennen, wo die Canalisation noch weniger dicht ist und daher die einzelnen Canäle mit ihren blinden Enden in dem normalen Gewebe leicht als secundäre Bildungen [**238**] erkannt werden können. Solchen Stellen wurden die Abbildungen 10, 11 und 12 entnommen; es ist indess dem Zeichner nicht voll-

Digitized by Google

kommen gelungen, den specifischen Habitus dieser hochgradig veränderten Gewebe richtig darzustellen.

Solche Pseudoparenchyme fanden sich:

Miocän:	Molasse von Pfullendorf bei Squatino-Rajidae in einer Dicke der Canäle von 2,4—3 μ.
Eocän:	Eisenerz von Kressenberg: Scylliolamnidae, 2,4 μ.
	von Ellerbeck: Trygon, 4,5 μ.
Senon:	von Maastricht bei Raja und Astrape, von 3 μ.
	von Aachen, Ciply und Maastricht bei Squatina, 5 μ.
Turon:	Pläner Kalk von Weinböhla: Otodus, 3,3 μ blos stellenweise,
	von Strehlen: Lamna (Fig. 10).
Oberer Jura:	Linden, Kimmeridge-Clay: Myliobatis, in Ringzonen.
Mittlerer Jura:	Dives, Normandie: Teleosaurus (im Knochen, Fig. 11).
Muschelkalk:	Reifflinger Kalk: Ichthyosaurus, 1—3 μ (im Knochen, Fig. 12).

Die Wirbel von Astrape und Raja aus dem Senon von Maastricht zeigten in allen Stellen des Querschliffes einen so gleichmässigen Habitus, dass ich zuerst Bedenken trug, sie in obige Tabelle mit aufzunehmen, obgleich dieser Habitus vollkommen dem der canalisirten Partien in den Wirbeln der anderen Selachier aus derselben Ablagerung entspricht, und obgleich bei den jetzt lebenden Vertretern dieser Habitus sich nicht vorfindet.

Den Inhalt der in den Wirbeln gefundenen Canäle angehend, ist zu erwähnen, dass sich häufig braune feine Körnchen von 0,1 bis 0,3 μ Grösse in ihnen, desgleichen aber auch in den Knochen- und Knorpelzellhöhlen und Blutgefässcanälen finden.

Manche Canäle mittlerer Weite, von 4--6 μ Durchmesser, besonders aber die Endglieder der weiteren Canäle (von 7—12 μ) zeigen sich mit eigenartigen Bildungen von gemeinsamen Charakteren ausgefüllt, nämlich mit discreten, gelblich glänzenden, einfach contourirten

Digitized by Google

Körnchen von im Allgemeinen rundlicher, dabei oft aber zugleich mehrseitig abgeplatteter Gestalt und von einer zwischen 1,5—6 μ schwankenden, meist aber blos 2 μ betragenden Grösse. In diesen Körnchen erblickt man einige stärker glänzende Theilchen, von denen sich öfters eines durch besondere Grösse auszeichnet. In den feineren Canälen liegen die Körnchen blos in einer einfachen Reihe, während sie in den weiteren Canälen zwei- bis dreifach oder drei- bis vierfach aufgereiht sind. In manchen Schläuchen sind sie fast genau gleich gross; dies [**239**] gilt besonders für einige Schläuche von etwa 7 μ, die gleichmässig mit einem Format von 1,5 μ erfüllt sind. In anderen Schläuchen liegen grosse und kleine dicht bei einander. Durch ihre stets deutliche und auch wenn sie bis zu gegenseitiger Abplattung dicht bei einander lagern, noch vorhandene Sonderung von einander unterscheiden sich diese Körnchen von ähnlichen Bildungen gleicher Grösse in manchen Knorpelzellhöhlen, die aber wie halb zusammengeflossene und dann erstarrte Tröpfchen aussehen. Durch ihre stets wohl abgerundeten Ecken und Kanten lassen sich unsere Körnchen bei abgeplatteter Gestalt auch von kleinen Crystallen oder Detritusbestandtheilen unterscheiden, die in den Blutgefässcanälen und Zellhöhlen, — nicht aber in unseren Canälen — vorkommen.

Besonders weite, meist mit Ausbuchtungen versehene und sporenähnliche Bildungen enthaltende Canäle fanden sich im:

Miocän:	Molasse von Baltringen bei Biberach: unbestimmter Teleostier, Canäle von 12 μ.
	Molasse von Pfullendorf, unbestimmter Amphibienknochen 10 μ (Sporoide anscheinend mit Membran).
Oligocän:	Königsberg i. Pr.: unbestimmter Selachier, 7 μ (Fig. 6), (Sporoide desgl.).
Senon:	Orel: unbestimmter Saurier, im Knochen.
Turon:	Pläner Kalk: Rhinobatus, 7,5 μ.
Mittlerer Jura:	Dives, Normandie: Teleosaurus, 9 μ.

Sporenähnliche Bildungen wurden ausserdem noch in Canälen von gewöhnlichem Durchmesser gefunden: im Miocän, Oligocän, Eocän Senon, Turon, Gault und zwar bei verschiedenen Selachiern.

Digitized by Google

In zwei Präparaten, bei einem unbestimmten Selachier und desgleichen Amphibium, sind die Sporoide vollkommen rund und ein doppelter Contour scheint auf eine besondere Membran der Gebilde hinzudeuten; bei den optischen Phänomenen jedoch, die aus der sphärischen Gestalt dieser Bildungen hervorgehen und bei der Kleinheit der betreffenden Gebilde ist diese Deutung eine unsichere. Es ist zugleich von Bedeutung, dass die sporenähnlichen Bildungen sich in manchen Präparaten nur innerhalb unserer Canäle vorfinden, während sie in anderen Schliffen auch innerhalb der Knorpelzellhöhlen und Blutgefässcanäle auffindbar sind.

Nachdem wir nun das Thatsächliche der von mir beobachteten eigenartigen Bildungen kennen gelernt haben, haben wir die Frage zu erörtern, was ihnen für eine *Bedeutung* zuzuerkennen ist, event. welchen Ursachen sie ihre Entstehung verdanken.

[240] Die nächste Frage, die wir uns zu diesem Zwecke vorzulegen haben, ist die, ob die Canäle als normale Bildungen zu betrachten sind. Man könnte denken, dass vielleicht die durch und durch compacten Knochen der Rhytina in Folge dieser Beschaffenheit, so wie überhaupt die früheren Knochen und Knorpel in Folge ungünstiger übriger Organisation derselben besonderer Ernährungscanäle bedürfen, sei es zur leichteren Vertheilung der aus den Capillaren ausgetretenen Nahrungsflüssigkeit oder zur Abfuhr der Lymphe. Gegen die Bedeutung unserer Canäle als eines normalen Structurverhältnisses mit einer bestimmten Function für die Erhaltung des betreffenden Gewebes spricht aber entschieden die ungleiche Localisation derselben, ihr Fehlen innerhalb grösserer Strecken eines Wirbels oder in ganzen Wirbeln, während sie in anderen Wirbeln derselben Species und derselben oder jüngerer Ablagerungen reichlich vorhanden sind.

Die Zeit der Entstehung der Canäle angehend, so kann zunächst als sicher angenommen werden, dass sie nicht während der Bildung der betreffenden Gewebstheile, sondern erst nach derselben hervorgebracht worden sind. Denn da erstens unsere Canäle von den Havers'schen Canälen des Knochens in grosser Zahl ausgehen und nicht blos die zugehörigen concentrischen Lamellen durchsetzen, sondern zum Theil auch noch in die Reste früherer solcher Systeme

Digitized by Google

eindringen (s. Fig. 1), so müssten, wenn diese Canäle schon während der Bildung des Knochentheiles, in welchem sie liegen, entstanden wären, die blinden Enden in den Resten älterer Systeme die Anfänge der Canäle darstellen, und diese verschiedenen Anfänge wären erst später mit der Bildung des jüngeren Lamellensystemes weiter geführt worden, unter gleichzeitiger Anlage und Weiterbildung neuer Canäle und unter nachträglicher successiver Vereinigung dieser verschiedenen Canäle zu gemeinsamen Stämmen. Der Baum (s. Fig. 3 u. 7) würde somit von den Aesten aus construirt; und zwar würden die verschiedenen Theile derselben Aeste häufig von verschiedenen Bildungseinheiten, von verschiedenen Havers'schen Lamellensystemen aus und doch in sich einheitlich hergestellt. Und noch complicirter wäre die Bildung an den Stellen, wo unsere Canäle von zwei benachbarten Havers'schen Canälen aus in die gegenseitigen Ursprungsgebiete übergreifen. Hier müssten durch dieselben Lamellen gleichzeitig Astsysteme nach entgegengesetzten Seiten angelegt und weiter gebildet worden sein. Es ist wohl nicht nöthig, noch des Weiteren auf diese Unwahrscheinlichkeiten einzugehen; sondern wir dürfen als sicher annehmen, dass unsere Canäle als secundäre, erst nachträglich in die schon gebildete Knochensubstanz eingearbeitete Bildungen aufzufassen sind.

[**241**] Die weitere Frage, ob sie noch während des Lebens oder nach dem Tode des Individuums entstanden sind, wird in ihrer Beantwortung von dem Ergebniss der Untersuchung über die möglichen *Ursachen der Canäle*, der wir uns nun zuwenden, abhängig sein.

Da werden wir zunächst zu fragen haben, ob diese Canäle durch die gestaltenden Kräfte und Mechanismen des betreffenden Organismus gebildet worden sein können, oder ob wir für ihre Entstehung auf äussere Einwirkungen recurriren müssen? Der knochenbildende Wirbelthierorganismus producirt in der That zugleich Mechanismen, welche die gebildete Knochensubstanz nachträglich wieder zu zerstören vermögen. Dies geschieht durch Zellen von besonderer Grösse, durch die von Kölliker entdeckten Osteoklasten, so wie vielleicht auch durch die Zellen des Knochengewebes selber, welchen wohl unter Umständen die Fähigkeit zukommt, die Bestandtheile der Knochensubstanz,

Digitized by Google

die Kalksalze und die leimgebende Grundsubstanz wieder aufzulösen. In Folge der Grösse und Gestalt dieser Zellen werden dabei Grübchen oder Höhlen von dem drei-, sechs- bis zehnfachen Durchmesser unserer Canälchen gebildet, und wenn sie zur Bildung ganzer Canäle sich vereinen, so fallen diese noch weiter aus. Aber nicht blos ganzen Zellen, sondern auch schon einzelnen Zelltheilen wird diese Knochenzerstörungsfähigkeit zuerkannt; und die Zellen vermögen daher auch nachträglich feine Ausläufer in die harte Knochensubstanz unter Auflösung dieser letzteren hineinzusenden. Auf diese Weise entsteht ein Theil der Ausläufer der Knochenkörperchen, wenigstens in dem durch directe Umwandlung von Knorpel gebildeten Knochen. Aber diese Canälchen sind normaler Weise, wie schon oben angegeben, fünf- bis zehnmal feiner als unsere Canäle und erstrecken sich von Zelle zu Zelle, während unsere Canäle gerade die Zellhöhlen vermeiden und daher nicht als aus abnormer Erweiterung und Vereinigung vieler solcher Ausläufer der Knochenkörperchen hervorgegangene Bildungen aufgefasst werden können.

Unsere Canäle können also nicht durch die bekannten Gestaltungsmechanismen der Knochenbildung des Wirbelthierorganismus hervorgebracht sein; es bliebe danach vielleicht die Annahme zu erwägen, dass denjenigen Individuen, in deren Knochen die Canäle sich finden, ganz besondere Gestaltungsmechanismen eigen gewesen seien, eine Annahme, die aber allen bisherigen biologischen, normalen wie pathologischen, Erfahrungen direct widerspräche und damit unsere ganze Auffassung von der gemeinsamen Organisationsweise der nächstverwandten Thiere von Individuen derselben Species umstürzen würde.

Danach bleiben für die ursächliche Ableitung unserer Canäle [**242**] nur noch *äussere Einwirkungen* übrig und unter diesen sind verschiedene, welche ähnliche Bildungen hervorzubringen vermögen.

Im Reiche des anorganischen Geschehens giebt es wenig Arten derartiger typischer Gestaltungen. Auf den ersten Blick ähnlich sind die in Mineralien durch Flüssigkeiten hervorgebrachten Korrosionscanäle und die Flüssigkeitseinschlüsse. Diese bilden manchmal auf grösseren Strecken parallel contourirte, gewunden oder gerade

Digitized by Google

verlaufende Canäle, welche sich vielfach verästeln[1]). Aber im Ganzen betrachtet lassen sie deutlich erkennen, dass sie wesentlich anderen Gestaltungsgesetzen folgen, als unsere Canäle. Sie zeigen nämlich im Verlaufe häufig spindelförmige oder buchtige Erweiterungen, sind an den Verästelungsstellen meist analog den Blutgefässverzweigungen oder in noch höherem Maasse erweitert und die Aeste verbinden sich vielfach netzförmig unter einander. Letztere Eigenschaft ist das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal und gestattet uns, diese Erklärungsmöglichkeit von der Hand zu weisen. Die Gestalt dieser Korrosionscanäle beruht ausser auf den hydrodynamischen Strömungsgesetzen wesentlich auf Korrosionsprädispositionen, welche im ungleichen Aufbau der betreffenden Mineralien gegeben sind. Wenn man unsere Knochencanäle auf die gleiche Weise erklären oder von Flüssigkeitseinschlüssen ableiten wollte, würde also anzunehmen sein, dass schon bei der Bildung der Knochen längs des Verlaufes unserer Canäle leichter lösliche Knochensubstanz abgelagert oder Flüssigkeit eingeschlossen worden sei, womit wir wieder auf die oben schon dargelegten Unwahrscheinlichkeiten stossen würden.

Die anderen, Zusammenhang trennenden und Hohlräume bewirkenden anorganischen Kraftwirkungen, welche wir kennen, wie z. B. die des in den Boden eindringenden Blitzstrahles, sich entwickelnder Gase etc., sind noch weniger geeignet, Canäle von so geringem und constantem Durchmesser hervorzubringen. Ebenso wenig können die synthetisch wirkenden Kräfte, wie die Cohäsion und Adhäsion, z. B. bei der Stalactitenbildung in Verbindung mit der Schwerkraft, oder die Kräfte der Crystallisation, obschon sie ähnliche baumförmig verzweigte Bildungen herstellen, als Ursachen unserer Canäle angesehen werden; denn letztere können nicht als Negativformen solcher positiven [**243**] Bildungen aufgefasst werden, da nach unserer früheren Auseinandersetzung die Knochensubstanz als das primär Gebildete, die

[1]) Vgl. Sammlung von Microphotographien zur Veranschaulichung der microscopischen Structur von Mineralien und Gesteinen von E. Cohen. Stuttgart 1883. Den höchsten Grad aufgefundener Aehnlichkeit bot Fig. 2 auf Taf. VII, die Abbildung von schlauchförmigen und mannigfach verästelten Flüssigkeitseinschlüssen in einer Olivinbombe vom Dreiser Weiher in der Eifel, bei 250facher Vergrösserung, dar.

Digitized by Google

Canäle als Secundäre anzusprechen sind, und da derartige synthetische Bildungen, von denen überhaupt blos die Stalactiten manchmal eine nähere Aehnlichkeit aufweisen, nicht in feste Körper hinein erfolgen.

So werden wir also auf Einwirkungen fremder organischer Gebilde auf unsere Knochen verwiesen. Zunächst das Thierreich angehend, so kann die Aehnlichkeit mit den vielmal weiteren Gängen, welche die Vioa Nardo (Cliona) in Steinen und Conchylienschalen hervorbringt oder mit Wurmcanälen im Boden schon deshalb keine causale Bedeutung erlangen, weil unsere Canäle sich in ihren Querdurchmessern von zumeist 0,002—0,004 mm blos innerhalb der Grösse der einzelnen Elementarorganismen, der Zellen, bewegen. Diese Grösse der Elementarorganismen macht es erklärlich, dass wir keine im Querdurchmesser aus mehreren Zellen zusammengesetzte Organismen, also keine echten Thiere, Pflanzenthiere und auch keine höheren Pflanzen von so geringen Durchmessern kennen, obgleich die untere Grenze des Durchmessers mehrzelliger Thiere mit 0,008 mm der eben ausgeschlüpften Trichinenembryonen, und 0,012 mm der Filaria sanguinis allerdings nur wenig über der mittleren Dicke unserer Canäle liegt. Da indess unsere Canäle zumeist blos halb, zum Theil blos $^1/_4$ so dick sind, als diese dünnsten Thiere, so wird es doch in gewissem Grade unwahrscheinlich, dass es solche, uns aber bis jetzt unbekannt gebliebene, Organismen gebe; und ausser dieser also neuen Annahme müsste das weitere Novum eingeführt werden, dass diese unbekannten Thiere noch die Fähigkeit der Knochenauflösungen besessen hätten, von den typischen Verästelungen der Canäle ganz zu schweigen.

In Folge dieser ausserordentlich geringen Dicke unserer Canäle können auch die Bryozoen nicht als eventuelle Ursachen derselben aufgefasst werden, obgleich die Colonien dieser Thiere gleichfalls verzweigte, durch Scheidewände gegliederte Fäden bilden, von denen manche, wie mir Herr Professor Ehlers freundlicher Weise mittheilte, gleichfalls in Hartgebilde einzudringen vermögen. So weit bis jetzt bekannt, kommen Bryozoen nicht unter 0,03 mm Dicke vor, und bei ihrem complicirten Bau, welcher auf dem Querdurchmesser mindestens sechs Zellen aufweist, ist es auch nicht anzunehmen, dass sie, bis zu

Digitized by Google

dem Durchmesser einer einzigen Zelle, bis zu 0,004—0,001 mm verkleinert, existiren könnten.

Danach bleiben noch die Protozoen und niederen Pflanzen zu weiterer Berücksichtigung übrig. Protozoen, welchen die Fähigkeit zukäme, die Kalksubstanz und die organische Knochengrundsubstanz [**244**] aufzulösen, würden im Stande sein, cylindrische Canäle von der Weite der unseren im Knochen hervorzurufen, sofern sie zugleich die Gewohnheit hätten, sich längere Zeit in derselben Richtung fortzubewegen. Die seitlichen Zweige müssten durch nachkriechende und dann seitlich ablenkende Genossen bedingt sein; oder die ersten Canalbildner müssten nach vorherigem Rückwärtskriechen diese neuen Wege eingeschlagen haben.

Da wir aus unseren gegenwärtigen Kenntnissen keine Gründe entnehmen können, die uns gestatteten, diese Annahmen als unmöglich oder auch nur als sehr unwahrscheinlich zurückzuweisen, so sind wir hiermit am Ende unserer apagogischen Ermittelung der möglichen Ursachen der geschilderten Knochen- resp. Knorpelcanäle angekommen. Etwas unseren Verhältnissen nur sehr entfernt Vergleichbares könnte man in den blos 3—6 μ dicken sogenannten Filamenten des Hornschwammes: Hircinia variabilis, zu vermuthen geneigt sein, sofern man diese mit Kölliker, F. Eilhard Schulze u. A. als parasitärer Natur und als zu den Protozoen gehörig auffasst. Aber sie sind unverästelt und liegen in ihrer ganzen Länge von 8 mm dicht zusammengeknäuelt. Eher indess könnte die Feinheit der in dem Wirbel des Ichthyosaurus aus dem Reifflinger Kalk, neben vier- bis sechsmal dickeren, vorkommenden Canälen von blos 0,001 mm Durchmesser auf eine Entstehung durch Bacterien bezogen werden. Diese feinsten Canäle sind zugleich so stark gewunden und so dicht bei einander, dass man keinen derselben auf eine grössere Strecke hin verfolgen kann, und dass es sich auch der sicheren Beurtheilung entzieht, ob sie verästelt sind oder nicht. Letzteren Falles würden sie leicht von Bacterien ableitbar sein, wobei als neu das stetige Vordringen nach derselben Seite einzuführen wäre. Denn die Fähigkeit der Auflösung des Knochens wird nach neueren Untersuchungen von

Digitized by Google

Zahnärzten[1]) einem wohl noch den Protisten zugehörigen Spaltpilze (Leptothrix buccalis) zuerkannt. Diese Autoren führen die Auflösung der Kalksubstanz des Schmelzes und des Zahnbeines bei der Caries der Zähne auf die, in Gegenwart von gährungsfähigen Substanzen, säurebildende Wirkung des Leptothrix zurück. Dieser Spaltpilz dringt aber nicht selber Canäle bildend in die harte Substanz ein, sondern die Kalksubstanz wird blos von aussen her oder von den präformirten Zahnbeincanälen aus in diffuser Weise aufgelöst, wonach dann die entkalkte Substanz der durch andere Spaltpilze bedingten Fäulniss verfällt.

[**245**] Sind wir also bei den Protisten bereits an der Grenze der directen Zurückweisung von Möglichkeiten angekommen, so kann uns nun aber die causale Bedeutung mehrfacher Uebereinstimmung den wahrscheinlichen Ursachen noch einen Schritt näher führen. Denn unsere Canäle stimmen sowohl in ihrer Dicke wie in ihrer Gestalt und in der Verzweigung durchaus überein mit *niederen pflanzlichen Gebilden*, welchen in ihrem Wachsthumsvermögen zugleich auch die für die Canalbildung nöthige Fähigkeit der längeren Fortbewegung nach derselben Seite hin zukommt, mit Algen und Pilzen. Von diesen sind aber die *„Algen"* noch in so fern morphologisch von unseren Canälen mehr different, als sie keine dichten Geflechte bilden; ausserdem bedürfen sie zu ihrer Existenz des Lichtes, denn sie bilden organische Substanz, sind jedoch nicht fähig, schon gebildete organische Substanz aufzulösen und zu verzehren[2]).

[1]) Vgl. W. D. Miller, Gährungsvorgänge im menschlichen Munde und ihre Beziehung zur Caries der Zähne und zu anderen Krankheiten. Deutsche med. Wochenschr. 1884. Nr. 36.

[2]) Diese bisher von den Botanikern für unerlässlich gehaltene Eigenschaft der Algen ist jedoch einige Jahre nach dem Erscheinen der vorstehenden Abhandlung bereits als nicht unbedingt nöthig erkannt worden, sondern Bornet und Flahault (Bull. de la Soc. bot. de France X. S. 1889, I. XI. Actes du congrès de Bot. à Paris, au mois d'août 1889) fanden, dass auch Algen in einem festen Medium leben können. Damit ist unsere nur durch Ausschluss anderer Möglichkeiten gewonnene Diagnose auf „Pilze" als die Ursache unserer Canäle bei den sonstigen Uebereinstimmungen mit Eigenschaften der Algen zum Theil hinfällig geworden; und J. Schaffer hat danach die Entstehung ähnlicher Canäle durch Algen in Zähnen beobachtet; (Ueber Roux'sche Canäle in menschlichen Zähnen s. Sitzungsber. der math.-nat. Cl. d. Acad. d. Wiss. Wien 1890, Bd. 99, Abth. III, S. 371—379.); doch ist es unzulässig, aus dieser Beobachtung zu folgern, dass Pilzen kein Antheil an der Entstehung der vorstehend geschilderten Canäle zukomme.

Digitized by Google

Die „*Pilze*" dagegen bilden mit ihren Mycelfäden dichte Geflechte ganz von dem Charakter der Geflechte unserer Canäle. Und eben diese auffallende Aehnlichkeit war es, welche mich, nachdem ich schon an dem Knochen der Rhytina erkannt hatte, dass die Canäle kein durchgehendes Structurverhältniss der ganzen Knochensubstanz darstellen, veranlasste, Pilze als Ursachen derselben zu vermuthen. Die Pilze haben ja gerade die Gewohnheit, mit ihren Mycelfäden (Hyphen) in organische Substanzen einzudringen und dieselben als Nahrung zu verwenden, so dass wir also blos die besondere Fähigkeit der Auflösung gerade der kalkhaltigen Knochen- und der Knorpelgrundsubstanz als Novum einzuführen haben.

Die Eintheilung der Pilze wird wesentlich nach der Beschaffenheit und dem sonstigen Verhalten der Fruchtkörper gemacht. Wenn wir daher die Pilze, welche wahrscheinlich unsere Canäle hervorgebracht haben, genauer classificiren wollten, müssten wir diese letzteren kennen. Nun habe ich aber als in mehreren Wirbeln vorkommend theils weitere, ausgebuchtete, theils nicht besonders erweiterte Canäle beschrieben, welche mit eigenartigen rundlichen Gebilden erfüllt waren. Diese letzteren Gebilde haben die Grösse und Form theils unreifer, theils reifer Sporen von Phycomyceten. Zugleich sind bei den dieser Pilzgruppe zugehörigen Saprolegnien die Fruchtkörper schlauchförmige Gebilde, welche in dem Nahrungssubstrat selber lagern können. Demnach könnten die erwähnten Bildungen als Sporangien, ihr Inhalt als Sporen von einer Saprolegnie aufgefasst werden. Ob diese Auffassung zutreffend ist, ist indess an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht zu entscheiden.

Sehen wir daher von diesen Bildungen ab, so fehlt uns, wie des- [**246**] gleichen auch in jenen Fällen, wo erstere überhaupt nicht beobachtet worden sind, z. B. in den Knochen der Rhytina, das wesentlichste Moment für die genauere Bestimmung unserer Pilze. Man könnte annehmen, die Fruchtkörper hätten sich, wie dies bei den übrigen Pilzen geschieht, ausserhalb des Substrates, an der freien Oberfläche entwickelt und seien deshalb nicht erhalten geblieben. Dies wird bei Rhytina wahrscheinlicher, weil sich in Folge der zumeist gleichbleibenden Dicke der Fäden und der Anwesenheit zahlreicher

Digitized by Google

Scheidewände in relativ kleinen Abständen eine Annäherung an die Verhältnisse der Ascomyceten ausspricht, während die Phycomyceten mit der weiteren peripheren Verzweigung immer feinere Fäden bilden, und Scheidewände bei ihnen blos in den kurz vor der Bildung der Fruchtkörper entstandenen Fäden auftreten.

Die genauere systematische Bestimmung unserer knochen- und knorpelfressenden Pilze bleibt demnach eventuellen weiteren Untersuchungen der Fachleute vorbehalten. Der in der Ueberschrift mitgetheilte Name Mycelites ossifragus schliesst sich rein an den gegenwärtig vorliegenden Thatbestand an; er präjudicirt daher in keiner Weise etwas über die Ergebnisse dieser hoffentlich zu gewärtigenden Untersuchungen und kann in dem wahrscheinlichen Falle, dass unsere Pilze in mehrere Gruppen gesondert werden, für eine derselben, am besten wohl für den gegenwärtig am genauesten charakterisirten, bis jetzt freilich blos in der Rhytina gefundenen Pilz beibehalten werden.

Da die „Scheidewände" in den Canälen nach obiger Darlegung für die systematische Stellung unserer Pilze von Bedeutung sind, und da sie weiterhin auch gegen Denjenigen, welcher meiner bisherigen Beweisführung nicht zustimmt, als zwingendes Beweismaterial für den pflanzlichen Ursprung der Canäle verwerthbar sind, sofern unzweifelhaft dargethan worden ist, dass sie nicht anorganischer Natur sein können, so versuchte ich, charakteristische Unterschiede zwischen ihnen und künstlich erzeugten Scheidewänden aufzufinden. Dies schien mir um so wünschenswerther, als, wie oben angegeben, die Substanz der Scheidewände nicht (resp. nicht mehr) die specifischen Reactionen der Pilzcellulose zu zeigen vermochte. Zu diesem Zwecke stellte ich in fein ausgezogenen gläsernen Capillarröhrchen durch intermittirendes Eintauchen derselben in geeignete Flüssigkeitsmischungen künstlich alle möglichen Hauptformen solcher Häute dar und bildete sie in Fig. 5 ab. Einige derselben sind den in Fig. 4 wiedergegebenen Scheidewänden unserer Canäle in hohem Maasse ähnlich. So sind *b*, *d* und *e* der Fig. 5 ähnlich dem rein quergestellten ziemlich gleich dicken Septum Fig. 4 *a*. Die gebogenen Septa Fig. 4 *g*, *h*, *i* sind

Digitized by Google

ähnlich dem [247] künstlichen Septum *c*. Der Uebergang der Septumssubstanz in eine den Canal auskleidende Wandschicht findet sich künstlich erzeugt in Fig. 5 *h*. Hätte die Wandung der Capillarröhrchen an schräg gegenüber gelegenen Stellen Prädilectionen für Adhäsion dargeboten, indem daselbst kleine benetzbare Vorsprünge oder Körnchen gewesen wären, so wäre es wohl auch möglich gewesen, etwas schräg gestellte Septa zu erzeugen. Die allgemeine Möglichkeit, den Septis unserer Canäle sehr ähnliche Bildungen künstlich zu erzeugen, ist also nicht von der Hand zu weisen; ob aber die dazu nöthigen Bedingungen seiner Zeit in unseren Canälen vorhanden gewesen sind, entzieht sich der Beurtheilung.

Mit den Scheidewänden zeigt sich aber bei unseren Canalbildungen gewöhnlich noch ein weiteres, gleichfalls den Pilzen zukommendes Merkmal verknüpft, welches schwerer künstlich zu erzeugen sein würde. Die Scheidewände finden sich, wie oben mitgetheilt, meist an Stellen, wo zugleich eine geringe ringförmige Einschnürung der äusseren Umgrenzung des Canales vorhanden ist (Fig. 3 *g*, *h*, *i*), oder wo daneben eine Ausbuchtung des Canales existirt (Fig. 3 *f*, *g*), oder eine dauernde Aenderung der Dicke desselben für eine grössere Strecke stattfindet (Fig. 3 *f*, *g*, *i*), kurz, wo eine kleine Aenderung auch des Lumens des Canales vor sich geht. Selbst wenn unsere Canäle von vornherein solche Lumenänderungen gehabt hätten, so würde es doch kaum als möglich anzunehmen sein, dass die Flüssigkeitssepta zufällig so dirigirt worden seien, dass die künstlichen Septa zumeist an diesen Stellen haften blieben, obgleich durch die Einschnürung selber die Prädisposition dazu gegeben ist. Bei den Septis der Hyphen dagegen wiederholt sich diese Combination ziemlich regelmässig, so dass hierin und in der Gestalt der Septa selber sehr gewichtige Uebereinstimmungen sich bekunden.

Setzen wir damit in Verbindung die Verästelungen der Canäle unter blinder Endigung derselben, also ohne oder fast ohne Netzbildung, aber mit häufig dichter Geflechtbildung, so finden wir in den Canälen alle die Merkmale vereint, welche zusammen den formalen Charakter der Pilze bestimmen. Dazu

Digitized by Google

kommt noch weiterhin, dass unsere Canäle auch in der Weite mit der Dicke der Pilzfäden übereinstimmen; denn auch letztere schwanken zumeist zwischen 2 und 6 μ Dicke und können je nach dem Reichthum und der Natur der Nahrung, bei demselben Pflanzenindividuum um diese Mittelwerthe in noch weiteren Grenzen variiren. Bei den Canälen der Rhytina aber vermehren sich diese Uebereinstimmungen, wie oben erwähnt, noch um zwei Merkmale, welche sie enger mit den Ascomyceten verbinden: die im Allgemeinen [**248**] gleich weite Beschaffenheit der Canäle auch bei längerem Verlauf und mehrfacher Verzweigung, so wie der Reichthum an Scheidewänden.

Die Wahrscheinlichkeit, dass diese stetig wiederkehrende Häufung mit denen der genannten Pflanzen übereinstimmender Merkmale durch andere als die gleichen Ursachen bedingt sei, muss als sehr gering bezeichnet werden, wohl geringer, als z. B. die Wahrscheinlichkeit, dass eine nicht mit Natrium identische Substanz den Absorptionsstreifen *D* im Spectrum hervorbringt. Trotzdem zweifelt auf Grund der blos zweifachen Uebereinstimmung der Lage der beiden Theile dieses doppelten Absorptionsstreifens mit der Lage der beiden gelben Natriumlinien der Spectralanalytiker nicht an der Identität des in dieser Weise reagirenden Sonnenstoffes mit dem irdischen Natrium.

Das Neue bei dieser ursächlichen Ableitung der beschriebenen Canäle von Pilzen besteht, wie schon erwähnt, blos darin, dass Pilze gerade in den Knochen und Knorpel hinein wachsen, während es längst bekannt ist, dass sie in das festeste Holz einzudringen vermögen. Dass pflanzliche Gebilde kalkhaltige Bildungen aufzulösen im Stande sind, zeigen einige Algen, wie Acetabularia und Laminaria, welche mit ihren Haftorganen in steinige Massen eindringen.

Ausserdem sind bereits vor längerer Zeit von Wedl[1]) Canäle, welche in den Schalen mancher Acephalen und Gasteropoden beobachtet worden waren, als durch Algen hervorgebracht gedeutet worden,

[1]) Ueber die Bedeutung der in den Schalen von manchen Acephalen und Gasteropoden vorkommenden Canäle. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Bd. XXXIII. S. 451, 1859.

Digitized by Google

während A. Kölliker[1]) dieselben als pilzlicher Natur auffasst und diese Deutung auch auf theils von ihm und theils von früheren Autoren in dem Hornscelet von Spongien, in den Hartgebilden von Foraminiferen, Kalkkorallen, Brachiopoden, Cirrhipeden (bei Balanus), Annelliden (bei Serpuliden) und in Fischschuppen (von Beryx ornatus) beobachtete Canäle ausdehnt. Bei dieser Diagnose stützt sich Kölliker besonders auf Bildungen, welche er in einigen Objecten gleichzeitig mit den Canälen vorfand und für Sporangien und keimende Sporen anspricht. Die objective Beschreibung, welche Kölliker von seinen Befunden giebt, bezieht sich indess genau genommen blos auf die Hohlräume in den Scelettheilen, während er jedoch stetig und von Anfang an von Pilzfäden und Sporangien als objectiv wahrgenommenen Gegenständen [**249**] spricht. Es ist daher nicht sicher zu beurtheilen, ob er diese Bildungen wirklich in natura aufgefunden hat, und ob seine Deutungen durchweg richtig sind. Es würde wohl keinen Beifall finden, wollte ich auf die blosse Aehnlichkeit der von Kölliker abgebildeten Hohlräume mit den äusseren Contouren von Hyphen, Sporangien und keimenden Sporen hin seinen Diagnosen ohne Weiteres zustimmen, um so mehr als in einem Theil der genannten Schalen zugleich noch andere, in ihrer Bedeutung gleichfalls nicht sicher bekannte, mehr oder weniger den schon erwähnten ähnliche Canalbildungen vorkommen. Da Kölliker im Gegensatze zu Wedl nie Scheidewände in den Canälen wahrzunehmen vermochte, so fasst er die Pilze als einzellige auf. In die Hornsubstanz der Spongien denkt er sich die Pilze blos mechanisch eingedrungen, während er für das Eindringen in die Kalkschalen ihnen das Vermögen, kohlensauren Kalk aufzulösen, zuspricht; ausserdem hebt er bereits die oben von mir gleichfalls festgestellte Thatsache hervor, dass die bezüglichen Pilzbildungen vorwiegend in den Scelettheilen von Seethieren sich finden, während er sie in Süsswasserthieren nur äussert selten aufzufinden vermochte.

Weiterhin fand neuerdings M. Duncan[2]) in jetzt lebenden Madre-

[1]) Ueber das ausgebreitete Vorkommen von pflanzlichen Parasiten in den Hartgebilden niederer Thiere. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. X, S. 215, 1860.

[2]) Proc. Royal. Soc. 1876. Vol. 174, S. 238 ff.

Digitized by Google

poren einen der Achlya ähnlichen Pilz und H. N. Moseley[1]) beobachtete ähnliche Pilze in Tiefseekorallen (in einem Flabellum aus 380 Faden Tiefe) und in einer Millepore des flachen Wassers. Das Mycel derselben schien einzellig zu sein. Bezüglich der Einlagerung der Pilze in die harte Substanz vermuthet Moseley (nach gefälliger brieflicher Mittheilung), dass dieselbe derart erfolgt sei, dass innerhalb der weichen von den Pilzen durchsetzten Gewebe nachträglich Kalkablagerung stattfand. Wie weit Aehnliches von den von Kölliker beobachteten Canälen gilt, muss zunächst dahingestellt bleiben. Wenn diese Vermuthung sich bestätigen sollte, so würden diese Pilze mit den unseren, welche in die schon gebildete Knochensubstanz eingedrungen sind, also nicht zu parallelisiren sein; und von dem Pilz der Rhytina unterscheiden sie sich auch schon durch die Einzelligkeit des Mycels[2]).

Für die Eigenschaft unserer Pilze, in Knochen und Knorpel einzudringen, wäre bei dem reinen Spitzenwachsthum der Hyphen blos erforderlich, dass der Scheiteltheil resp. die Scheitelzelle jedes Hyphen-Stammes oder -Astes an dem peripheren Ende das Vermögen habe, die Knochen- resp. Knorpelsubstanz aufzulösen. Für die factische Beschränkung dieses Vermögens auf das freie Ende der Hyphen spricht [**250**] unabweisbar der thatsächliche Befund, dass die von mir gefundenen Canäle zumeist in ihrem ganzen Verlaufe wesentlich gleich dick sind.

Die Unebenheit der Contouren der Canäle würde sich aus den ungleichen Widerständen der Knochengrundsubstanz erklären, die sich aus der lamellösen Schichtung und aus der durch Fibrillen und Kittsubstanz gebildeten Structur derselben so wie vielleicht auch aus ungleich

1) The Voyage of H. M. S. Challenger. Zool. Vol. II, S. 30.

2) Neuerdings hat B. Solger diesen Gebilden seine Aufmerksamkeit zugewandt (Sitzungsber. d. nat.-wiss. Ver. f. Neuvorpommern und Rügen v. 5. Dec. 1894 und Jan. 1895, Greifswald). Von älterer Literatur ist noch zu erwähnen besonders eine zweite Abhandlung Wedl's (Ueber einen im Zahnbein und Knochen keimenden Pilz. Wiener Sitzungsber. 1864. Bd. 50). Gute Abbildungen finde ich bei W. Kiprijanoff in „Studien über die fossilen Reptilien Russlands"; er fand die Canäle in den Zähnen und Knochen von Ichthyosaurus, hält sie aber für normale Bildungen (Mém. de l'Acad. imp. de sc. de St. Pétersbourg, VII. Sér. T. 28, Nr. 8, 1881, Taf. V, Fig. 1 t' u' und Taf. X, Fig. I, C)

Digitized by Google

dichter Kalkeinlagerung ergeben. Die pflanzlichen Organismen scheinen sich übrigens in der Knochen- und Knorpelsubstanz sehr wohl befunden zu haben, da sie es verschmähten, secundär wieder aus dem Knochen heraus in die luft- oder flüssigkeithaltigen Räume der Blutgefässcanäle oder der Knochen- und Knorpelzellen hineinzuwuchern; denn so weit dies durch Beobachtung feststellbar ist, verbleiben sie, nachdem sie einmal von einem Blutgefässcanal oder Markraum oder von der freien Oberfläche aus in die gewebliche Stützsubstanz eingedrungen sind, bei ihrer weiteren Verzweigung stets innerhalb dieser Substanz. Freilich ist der Mechanismus dieser Beschränkung, ebenso wie auch derjenige des Ausbleibens häufiger secundärer Anbohrung der Wandung schon vorhandener Canäle bei dem so dichten Geflechte derselben durchaus räthselhaft. Dies ist aber nicht blos bei unseren hypothetischen Pilzen, sondern auch bei bekannten Pilzen, z. B. den Hypodermiern in gleicher Weise der Fall. Ferner bleibt es mir ebenso wie Kölliker ein Räthsel, was die Pflanzen mit den vielen Kalkverbindungen angefangen haben. Sie können dieselben wohl kaum in sich behalten haben; wenigstens würden sie sich dann von dem Wassergehalt aller ihrer Verwandten auf's Wesentlichte unterscheiden. Ausserdem aber würden wir dann diese Kalksalze in den Canälen wohl wenigstens theilweise noch vorgefunden haben, wie das Gleiche in den Knochen der Fall ist. Sicher also sind die Kalksalze aus der Tiefe der Knochen fortgeschafft, an die Oberfläche befördert worden. Die Pilze müssten demnach die Fähigkeit haben, längs ihrer Fäden auf im Verhältniss zu ihrer Dicke sehr grossen Strecken von mehreren Millimetern die Kalkverbindungen in sich fortzubewegen, um sie an der Oberfläche der Knochen, resp. in den Havers'schen Canälen an das Wasser abzugeben.

Wenn wir nunmehr die oben unbeantwortet gelassene zeitliche Frage, ob die Canäle während des Lebens oder nach dem Tode des Individuums entstanden sind, wieder aufnehmen wollen, so scheint bei der gewonnenen Auffassung von der Ursache das letztere Verhalten als das wahrscheinlichere. Es giebt ja viele in lebender Substanz sich entwickelnde, also parasitäre Pilze, und es sind auch von den Wirbelthieren Mykosen, selbst eine, welche di

Digitized by Google

Knochen zerstört, die Actinomykose bekannt. Trotzdem können wir ein Gleiches in unseren Fällen [**251**] ziemlich sicher von der Hand weisen. Denn es ist durchaus unwahrscheinlich, dass das lebende Knochengewebe nicht im geringsten auf die Continuitätstrennung und auf die Anwesenheit einer fremd beschaffenen Substanz durch Auflösung der Knochensubstanz innerhalb der alterirten Zellterritorien seitens der zugehörigen Zellen oder seitens besonderer Osteoklasten reagirt haben sollte. Haben sich, wie also anzunehmen ist, die Pilze erst nach dem Tode des Individuums in den Knochen desselben entwickelt, so ist weiterhin zu fragen, ob sie dies noch innerhalb der Säfte des Organismus, oder erst nach der Zerstörung der Weichtheile gethan haben. Wird Letzteres angenommen, so wäre alsdann darüber zu entscheiden, ob die Pilzbildung im Meerwasser, oder im Süsswasser der Flussmündungen oder des Landbodens vor sich gegangen ist. Ueber diese Fragen ist zur Zeit kein bestimmtes Urtheil abzugeben. Man kann vielleicht vermuthen, dass die eigenen Säfte des Organismus nicht so lange vorgehalten haben, als Zeit erforderlich war, um die Knochensubstanz des ganzen Wirbels, z. B. eines Ichthyosaurus, durch und durch zu durchwachsen. Andererseits aber lässt sich daraus, dass wir die Pilzcanäle in allen den oben genannten marinen Ablagerungen gefunden haben, noch nicht folgern, dass alle die entsprechenden Knochen auch zur Zeit der Entstehung der Canäle im Meerwasser gelegen haben. Dem gegenüber muss es aber auch als unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass alle diese grösstentheils von Seethieren herrührenden Scelettheile in Flüsse oder an das vom Regen durchfeuchtete Ufer gespült worden seien. So ergiebt sich also eine grössere Wahrscheinlichkeit dafür, dass es auch im Seewasser lebende und zugleich knochenfressende Pilze gebe oder gegeben habe, was mit Kölliker's Befund übereinstimmt und weiterhin insofern interessant ist, als ausser der Achlya Duncan's und Moseley's bis jetzt nur noch ein der Gattung Chytridium zugehöriger Algenpilz (Ferd. Cohn) im Meerwasser aufgefunden worden ist. Diese geringe Zahl bekannter, im Seewasser lebender Pilze kann nicht Verwunderung erregen, da noch nicht sorgfältig nach solchen, für den Haushalt des Meeres nöthigen saprophytischen Pilzen gesucht worden ist.

Digitized by Google

Unseren Pilzen kommt weiterhin ein Interesse dadurch zu, dass sie schon in allen drei Systemen der Secundärzeit auffindbar waren, während bisher Pilze aus so früher Zeit noch nicht bekannt waren, mit Ausnahme der in ihrer Natur als Pilzmycel zweifelhaften Rhizomorpha Sigillariae Lesquereux' aus der amerikanischen Steinkohle.

In Knochen, welche aus dem nicht gewachsenen Boden der Stadt Breslau ausgegraben waren, sowie in verschimmelten Knochen der Anatomie konnte ich keine solchen Pilzcanäle und daher auch keine [**252**] sie bewirkenden frischen Pilze finden. Die äusseren Lebensbedingungen der hypothetischen Pilze scheinen also besondere, vielleicht gerade marine, zu sein und sind ebenfalls erst noch zu ermitteln.

In der vorstehenden Erörterung über den Ursprung unserer Canäle habe ich aus den dargelegten Gründen den Pilzen den Vorzug vor allen anderen denkbaren Ursachen gegeben (siehe aber S. 791 Anm. 2): dies geschah ausser auf Grund einer fünffachen Uebereinstimmung noch deshalb, weil zufolge dieser mehrfachen Uebereinstimmung zur vollkommenen Erklärung der Thatsachen nur wenige und zwar geringer als bei jeder anderen Ableitung erscheinende neue Annahmen nöthig waren. Ich verkenne aber nicht, dass diese geringste Werthigkeit unserer neuen Annahmen ein rein subjectives Werthurtheil enthält. Andere Autoren mögen der Ansicht sein, dass die Verkleinerung der Zellen unter die zur Zeit bekannten Grössen, die Bildung besonders dünner Thiere aus solchen Zellen und die Erwerbung der Fähigkeit dieser Thiere in den Knochen einzudringen und ihn als Nahrung zu verwenden, geringer werthige Neuheiten darstellten, als dass aus einer, schon in feste Theile einzudringen und in ihnen zu leben, gewohnten Organismengruppe eine Abart derselben entstehe, welche in einem anderen festen Gebilde zu leben vermöge, ohne sonst zu einer morphologischen Aenderung genöthigt zu sein. Oder aber andere Autoren mögen die letztere Veränderung für den Naturkräften schwerer fallend ansehend, als dass in manchen Individuen ganz neue sonst in der Species und Classe nicht vorkommende Mechanismen erzeugt würden, welche unsere Canäle hervorzubringen im Stande wären. In solchen über das positive Wissen hinausgehenden Urtheilen,

Digitized by Google

welche der zu weiterer Kenntniss gelangten Nachwelt eben sowohl die specifische Begabung eines Autors zum Forschen wie andererseits in seinem Mangel an Verständniss des Naturgeschehens seine Unfähigkeit zu solchem Thun am deutlichsten zu demonstriren vermögen, erlebt man ja gegenwärtig, auch von hoch angesehenen Männern gelegentlich das Ueberraschendste, dem Sinne des bereits Bekannten Widersprechendste, sodass ich auf die absonderlichsten Andersdeutungen der von mir entdeckten Canalbildungen gefasst bin.

Jedenfalls aber ist mit dem Betreten und Ueberblicken des Gebietes der subjectiven Werthurtheile unsere, wie jede andere Frage, bis zu der Grenze fortgeführt, über welche hinaus eine weitere, nicht auf neuen Thatsachen beruhende Erörterung keinen Schritt weiter führt und daher am besten unterbleibt.

Die Thatsache des Vorkommens solcher besonders charakterisirter Canäle in Knochen und Knorpeln wird durch [**253**] die ihr untergelegte causale Bedeutung nicht berührt; und wenn diese Canäle in einem Scelettheil reichlich ausgebildet sind, so werden sie ihm, wie erwähnt, nicht blos einen fremden geweblichen Habitus verleihen, der den Untersucher leicht zu histologischen Irrthümern verführen kann, sondern sie werden auch die Widerstandsfähigkeit des Scelettheiles gegen Druck, und damit seine Erhaltungsfähigkeit in hohem Maasse vermindern. Es werden dann schon relativ geringe Belastungen genügen, den Scelettheil zu zertrümmern, sofern nicht rechtzeitig flüssige und danach erstarrende Mineralmassen eingedrungen sind und die Widerstandsfähigkeit wieder hergestellt haben. Wir haben also in den beschriebenen Canalbildungen zugleich ein neues Moment kennen gelernt, welches die *Urkunden der Stammesentwickelung zu vernichten befähigt* und, nach dem reichlichen Vorkommen desselben zu schliessen, auch wohl mit Erfolg thätig gewesen ist, welches aber seine Wirksamkeit gerade auf die sonst dauerfähigsten Theile der Wirbelthiere erstreckt hat[1]).

[1]) Dieses hier hervorgehobene, paläontologisch wichtige Moment wird neuerdings auch von J. Schaffer erwähnt (Anat. Anz. 1895, X, Nr. 14).

Digitized by Google

Den Professoren und Docenten Herren Roemer und Lehmann paläontologischerseits, so wie Ferd. Cohn, Eidam und Frank Schwarz botanischerseits bin ich bei der vorstehenden, mehrfach auf mir ferner liegende Gebiete übergreifenden Abhandlung für bereitwilligst ertheilte fachmännische Auskunft, sowie Herrn Professor Hasse für die Ueberlassung des Untersuchungsmateriales zu besonderem Danke verpflichtet.

Breslau, August 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1. Rhytina Stelleri, Rippenquerschliff. Vergr. 150.

Fig. 2. Desgleichen. Querschliff eines Havers'schen Lamellensystemes. Mit Salzsäure entkalkt. Vergr. 450.

Fig. 3. Desgleichen. Mit Salzsäure entkalkt. Einige Canäle isolirt gezeichnet. Vergr. 600.

Fig. 4. Desgleichen. Entkalkt. Scheidewände der Canäle. Vergr. 800.

Fig. 5. Künstliche Scheidewände in Capillarröhrchen. Vergr. 20.

Fig. 6. Isolirte (kieselsaure?) Ausgüsse aus dem Wirbel eines unbestimmten Selachiers von Königsberg i. Pr., Oligocän. Vergr. 800.

Fig. 7. Canäle in zahnbeinähnlichem Gewebe von Brunn bei Wien. Miocän. Vergr. 450.

Fig. 8. Schliff aus einem Wirbel von Teleosaurus. Dives, Normandie. Mittleres Jurasystem. Vergr. 450.

Fig. 9. Desgleichen eines Wirbels von Thecodontosaurus. Zone der Avicula contorta. Keuper, Trias. Vergr. 400.

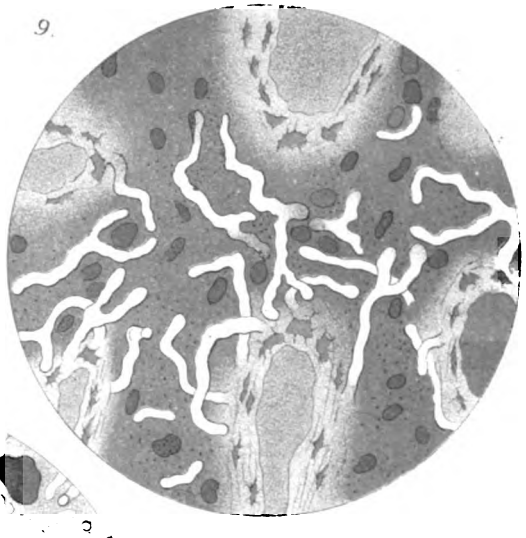
Fig. 10. Desgleichen eines Wirbels von Lamna. Pläner Kalk bei Strehlen. Turon. Vergr. 480.

Fig. 11. Desgleichen eines Wirbels von Teleosaurus. Dives, Normandie. Mittleres Jurasystem. Vergr. 500.

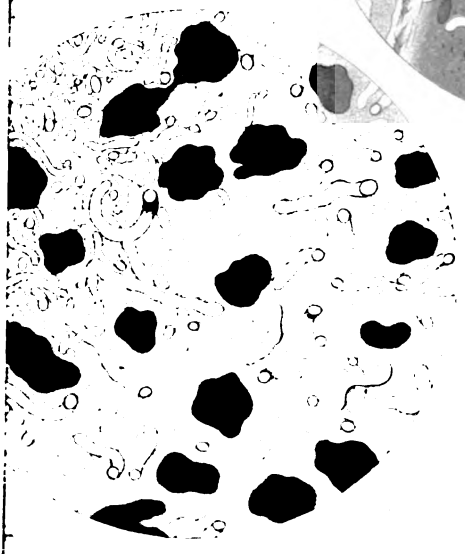
Fig. 12. Desgleichen eines Wirbels von Ichthyosaurus. Reifflinger Kalk. Muschelkalk, Trias. Vergr. 500.

Digitized by Google

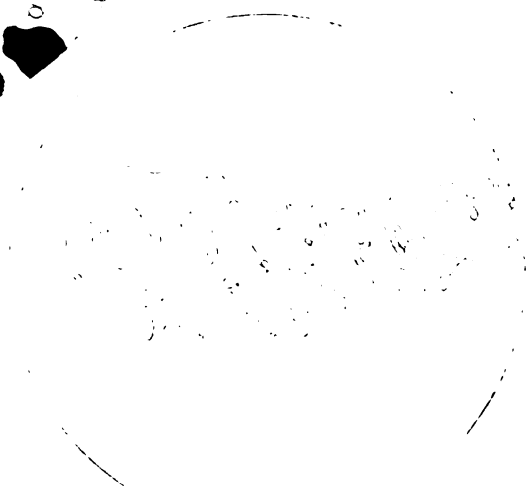
9.



10.



12.



Digitized by Google

Digitized by Google

Zusammenfassung.

Uebersicht

der

hauptsächlichsten, im vorliegenden Bande ermittelten oder erörterten **gestaltenden Wirkungsweisen** (Naturgesetze)[1]) und **Regeln.**

§ 1. Die lebensthätigen Theile gleicher Ordnung und Function im Organismus stehen in Folge theils ihrer nicht vollkommenen qualitativen Gleichheit, theils ihrer örtlichen Verschiedenheit in directen resp. indirecten Wechselwirkungen zu einander, welche zur Ausmerzung

1) Als Naturgesetze bezeichnet man bei strenger Auffassung allein Ableitungen des Naturgeschehens aus seinen Componenten (Ursachen), also die Formulirung der Wirkung dieser Componenten. Da der Ausdruck „Naturgesetz" auf anthropomorpher Auffassung der Natur beruht, wollen wir ihn allmählich verlassen und das Wesentliche selber nennen, d. h. statt seiner die Bezeichnung **Wirkungsweise der Componenten** gebrauchen (siehe „Einleitung" zum Archiv für Entwickelungsmechanik I. 1894. S. *2).

Wirkungsweise bezeichnet die Art der Wirkung zweier oder mehrerer Componenten (sog. Ursachen) auf einander. Die Componenten werden dabei angegeben, sind somit zuvor ermittelt; wenn sie richtig angegeben sind, muss ihre wahrgenommene Wirkungsweise auch in allen gleichen Fällen die gleiche, also eine „beständige" sein; denn gleiche Ursachen geben stets gleiche Wirkungen (Folgen). Blos wenn unsere angenommenen Ursachen nicht die richtigen oder nicht vollständig waren, können unter alsdann nur scheinbar gleichen Verhältnissen verschiedene Wirkungen zur Beobachtung gelangen.

Die Componenten, in welche wir zur Zeit das organische gestaltende Geschehen zerlegen können, sind selber meist äusserst mannigfach zusammengesetzt: complex. Unsere nächste Aufgabe ist es, diese complexen Componenten, diese nächsten Ursachen des beobachteten Geschehens richtig zu erkennen und zu bezeichnen, und mit ihnen die richtige, also „beständige" Wirkung zu verknüpfen. Eine weitere Aufgabe ist es, diese complexen Componenten und ihre Wirkungsweisen

Digitized by Google

von bestimmten Theilen, somit zum alleinigen Ueberleben und zur Züchtung anderer Theile führen (S. 216—222).

§ 2. Die speciellen Wirkungen dieser „Theilauslese" sind qualitative und gestaltende:

a) qualitative Wirkungen:

Die Züchtung der von den vorgekommenen Variationen unter den bestehenden Verhältnissen dauerfähigsten Qualitäten der lebensthätigen Theile (s. S. 231—260).

Dazu gehört als wichtigste die Züchtung von Lebenssubstanzen, welche durch die Function in der „morphologischen Assimilation" gestärkt (trophisch erregt) werden; diesen Substanzen kommt eine besondere Bedeutung für die Gestaltung der Lebewesen zu (S. 278—303, 332—348, II 216—226).

b) gestaltende (örtliche) Wirkungen:

Diese Wirkungen der inneren Züchtung bilden zweckmässige Grösse und Lage (also auch Structur) der fungirenden Gebilde aus (siehe Register: functionelle Anpassung und S. 350—370).

§ 3. Das Leben der Theile der höheren Thiere ist causal vorläufig in zwei Perioden zu scheiden (S. 348):

erstens in eine „embryonale" Periode, in welcher sich die Gestaltung der Theile sowie die Erhaltung des Gebildeten rein zufolge „besonderer" d. h. nicht „functionell" ausgelöster Gestaltungskräfte vollzieht;

zweitens in eine darauffolgende Periode rein functionellen Lebens, innerhalb deren zur weiteren Ausgestaltung und in geringerem Maasse auch zur blossen Erhaltung des Gestalteten die Functionirung oder die functionelle Reizung desselben nöthig ist (S. 348, 205, 581, II 281).

---

in immer einfachere zu zerlegen oder auch gleich schon einfache Componenten aus dem organischen Gestaltungsgeschehen abzuspalten.

Regeln bezeichnen blos eine Beständigkeit des Geschehens ohne Beziehung auf dessen Ursachen. Sie stellen somit den noch nicht causal, auch nicht aus den nächsten complexen oder einfachen Componenten ableitbaren Theil des als constant erkannten Geschehens dar.

Ueber die den nachstehenden Formulirungen beizulegende Bedeutung siehe die Einleitung Seite XIII.

Digitized by Google

§ 4. a) Diese Perioden grenzen sich zeitlich für verschiedene Organe und Gewebe verschieden gegeneinander ab (S. 373) und können ausserdem auch in einander übergreifen (S. 635), indem schon während der „embryonalen" Periode der Functionirung oder der functionellen Reizung gestaltende Wirkungen zukommen. (Es muss also für jedes Organ erst die Phase resp. die Zeitdauer festgestellt werden, innerhalb deren seine Gestaltungen in diesem Sinne „selbstständige" sind, und nach welcher normaler Weise die gestaltende Wirkung der Function an ihm beginnt.)

b) In der „embryonalen" Periode werden viele Gestaltungen durch besondere Kräfte producirt, z. B. Gelenke, geeignete Grössenverhältnisse etc. (S. 373), welche später, d. h. in der Periode des rein functionellen Lebens durch functionelle Anpassung hervorgebracht werden können (S. 205, II 222).

§ 5. Die „morphologische functionelle Anpassung" oder die „gestaltenden Wirkungen der Function" bringen direct d. h. „innerhalb des Lebens einer Person" das sog. Zweckmässige, die Dauerfähigkeit der einzelnen Person Herstellende resp. Erhöhende hervor. Diese Wirkungen bestehen in der Herstellung der zur Erhaltung der Person nöthigen Grösse, Gestalt, Structur und zum Theil auch Lage der Organe.

§ 6. Alle diese im Speciellen überaus mannigfaltigen Wirkungen leiten sich von einfachen, elementaren Wirkungsweisen ab: nämlich davon, dass a) der functionelle Reiz resp. die Vollziehung der Function (die Functionirung) Anregung der „morphologischen Assimilation" des die Function vollziehenden Substrates resp. seiner Matricularsubstanzen bewirkt (s. § 2a und S. 240, 278—330), in Verbindung mit b) dem weiteren Verhalten, dass ohne den functionellen Reiz resp. ohne die Vollziehung der Function in der Periode rein functionellen Lebens die zur Erhaltung resp. zum Ersatze des Gebildeten nöthige morphologische Assimilation auf die Dauer nicht in genügendem Maasse stattfindet.

§ 7. Die Grösse der Aufnahme, sowie die functionelle und morphologische Verarbeitung der Nahrung, also die Ernährungsgrösse

Digitized by Google

der Zellen und Organe wird, das Vorhandensein von Nahrungsmaterial vorausgesetzt, nicht in erster Linie durch die Grösse der Ernährungsgelegenheit, sondern durch innere Zustände der sich ernährenden Gebilde bestimmt. Die Ernährung ist eine active Leistung des Ernährten und kann innerhalb gewisser Grenzen bei verminderter äusserer Ernährungsgelegenheit vergrössert, bei vergrösserter Ernährungsgelegenheit vermindert sein (S. 307, 311).

In der Periode des „embryonalen" Lebens ist diese Grösse von der Grösse der immanenten Wachsthumsfähigkeit abhängig; in der Periode rein functionellen Lebens wird sie durch die Grösse des stattgehabten Verbrauches und der trophischen Wirkung der Function, also durch die Functionsgrösse bedingt.

§ 8. Die allgemeinen gestaltenden Leistungen der „trophischen Wirkung der Function auf das ihr dienende Substrat" sind in der Periode rein functionellen Lebens folgende:

a) Dauernde mittlere Vergrösserung der Vollziehung der Function (resp. der entsprechende functionelle Reiz) wirkt innerhalb normaler Grenzen derart auf das fungirende Substrat, dass dasselbe so lange vergrössert wird (Activitätshypertrophie), bis ein, bestimmten „Bildungs-Coëfficienten" entsprechendes Gleichgewicht zwischen Organgrösse und Functionsgrösse hergestellt ist: „Functionelle Grösse" der Organe (S. 252, 266—269, 562, 637, II 222).

b) Dauernde Verkleinerung der mittleren Functionsgrösse veranlasst in der „Periode des functionellen Lebens" der Organe eine bei verschiedenen Geweben verschieden langsame, bestimmten „Erhaltungscoëfficienten" entsprechende Verkleinerung der Organe (Inactivitätsatrophie).

c) Die Erhaltungscoëfficienten des functionell Gebildeten sind kleiner als die Bildungscoëfficienten; d. h. zur functionell bedingten Ausbildung einer bestimmten Organgrösse ist ein grösseres Maass mittlerer Function nöthig, als zur blossen Erhaltung des bereits Gebildeten (S. 555, 559, 281 Anm.).

§ 9. Die in § 8 characterisirten gestaltenden Wirkungen sind elementare, d. h. die einzelnen kleinsten fungirenden Theilchen

Digitized by Google

resp. ihre Matrices betreffende; sie localisiren sich daher entsprechend der Localisation der Function, resp. des functionellen Reizes innerhalb des aus diesen Theilen gebildeten Complexes. Daraus ergeben sich folgende gestaltende Specialwirkungen:

a) Die Vergrösserung (resp. Verkleinerung) der Function vergrössert (resp. verkleinert) blos diejenigen Dimensionen der Organe, welche an der Verstärkung (resp. Verkleinerung) der Function betheiligt sind: Dimensional beschränkte Wirkungsweise der functionellen Anpassung (S. 166, 627—639).

b) Die Organe erlangen eine der Localisation der Function im Organ entsprechende Structur: eine „functionelle Structur", die so fein ist, als der Aufbau aus den fungirenden Elementartheilen (resp. ihren Matrices oder deren Bildungsmechanismen) es möglich sein lässt.

c) Durch die Activitätshypertrophie an den Stellen und in den Richtungen stärkster Function verbunden mit der der ersteren nachfolgenden Inactivitätsatrophie an den Stellen und in den Richtungen schwächerer Function findet bei vollkommener oder annähernder Constanz der Beanspruchungsrichtung Localisation des fungirenden Substrates blos, resp. überwiegend an den Stellen und in den Richtungen stärkster Function statt; diese Richtungen sind:
   1. die primär gegebene Richtung stärkster Function;
   2. die secundäre Richtung stärkster Function, welche rechtwinkelig zur ersteren steht (s. S. 681). So entsteht bei den Widerstand leistenden Organen (Knochen, Fascien, Trommelfell) die statische, bei den activ gerichtet fungirenden Organen (Hohlmuskeln des Darms, der Gefässe etc.) die dynamische functionelle Structur.

d) Die Organe erlangen eine der Localisation der Function möglichst entsprechende Gestalt: die „functionelle Gestalt", soweit deren Ausbildung nicht durch den Druck der Nachbarorgane beschränkt wird.

§ 10. Durch die „rein functionellen Correlationen" der Organe und die erwähnten „gestaltenden Wirkungen der Function" (die morpho-

Digitized by Google

logische functionelle Anpassung) wird bei manchen selbstständigen neuen Variationen eines oder einiger Organe, sei es bereits im embryonalen oder erst im postembryonalen Leben einer „Person" eine diesen primären Variationen functionell entsprechende, sog. zweckmässige Aenderung anderer Organe bewirkt und so die „functionelle Harmonie" der Theile des Organismus gleich in neuen inneren Verhältnissen hergestellt (s. S. 376).

§ 11. Die functionellen Reize, welchen zugleich solche trophische Wirkungen zukommen, sind:

A. Bei den passiv fungirenden Organen:
   a) für faseriges Bindegewebe: Zug, primärer oder secundärer (durch Umsetzung von Druck in Zug entstehender); (S. 229 A.)
   b) für Knorpel: Druck oder Zug mit starker Abscheerung verbunden (II 226—231);
   c) für Knochen: Druck (mit Zug wechselnd oder ohne Zug) aber ohne oder nur mit minimaler Abscheerung (s. Knochen).

B. Bei den activ fungirenden Organen: Muskeln, Drüsen, Sinneszellen, Ganglienzellen, Nerven ist dieser trophisch wirkende Reiz der die active Thätigkeit der Organe auslösende Reiz; doch scheint bei ihnen mehr erst der Vollziehung der Function, also der „Functionirung" diese gestaltende trophische Wirkung in vollem Maasse zuzukommen (s. S. 635 u. f.).

Specielle Organgestaltungen, welche durch die gestaltenden Wirkungsweisen der Gewebe unter Wirkung der Function entstehen können (s. § 4b), nebst einigen anderen ursächlichen Ableitungen von Organgestaltungen.

§ 12. Bindegewebige Organe:

a) Unter Wirkung constant gerichteten stärksten Zuges kann ein aus gleichmässig verwirrten jugendlichen Bindegewebsfasern obiger Qualität gebildetes Organ im Laufe eines einzigen persönlichen Lebens zum Theil unter directer Umordnung durch den Zug, besonders aber unter Wachsthum und Neubildung von Fasern in den Richtungen stärkster Zugwirkung zu einem Organ mit überwiegend rechtwinkelig zu einander

Digitized by Google

stehenden und zwar in den Richtungen primären und secundären stärksten Zuges stehenden Fasern umgebildet werden (Sehnen, Bänder, Fascien). Da beim Bindegewebe die Inactivitätsatrophie nur gering ist (S. 385), so wird das Vorherrschen der Fasern in den Richtungen stärksten Zuges durch dies Princip nicht oder nur wenig gesteigert; sondern schief zu diesen Richtungen stehende Fasern bleiben während eines ganzen personellen Lebens oder während des grössten Theiles erhalten.

b) Diese an die besondere Function angepasste Structurausbildung wird um so vollkommener, je früher die functionelle Beanspruchung stattfindet, also je relativ kleiner das Organ noch ist, je mehr es sich somit noch unter dieser Einwirkung vergrössert und je bildungsfähiger noch die Fibroblasten sind, d. h. je grösser noch die gestaltende Reaction des Gewebes auf den functionellen Reiz ist, und andererseits je geringer das von der Function unabhängige „embryonale" Eigenwachsthum des Gewebes ist.

c) Die Gestalt des Organes wird gleichfalls dabei erheblich der Localisation der stattfindenden Einwirkung angepasst.

d) Auch an die viel complicirtere, aus primärem Zug und Druck nebst secundären Druck- und Zugwirkungen sich zusammensetzende Biegungsbeanspruchung kann entsprechende structurelle und gestaltliche Anpassung eintreten, vermittelt durch theilweise Umsetzung des Druckes in rechtwinkelig dazu stehenden Zug, wodurch Fasern in rechtwinkelig zum Druck stehender Richtung gezüchtet werden (s. S. 547—553).

e) Bindegewebsfasern, deren Zugspannung längere Zeit unter ein gewisses, für Fasern verschiedenen Alters, verschiedener Oertlichkeit und verschiedener mittlerer Functionsgrösse in bestimmter Weise verschiedenes Minimum verkleinert ist, schrumpfen in Richtung ihrer Länge soweit, bis die bezügliche minimale Spannungsgrösse wieder erreicht ist (S. 555).

f) An Stellen wo bindegewebige Theile starker Verschiebung gegeneinander bei gleichzeitiger Reibung aneinander ausge-

Digitized by Google

setzt werden, entsteht ein mit Synovialhaut ausgekleideter Spalt (s. Register: Schleimbeutel).

§ 13. Knorpel.

a) Da Abscheerung (Verschiebung der Theile in zu einander annähernd parallelen Schichten) verbunden mit Druck und (resp. oder) Zug erhaltend und Wachsthum anregend auf den Knorpel wirkt, nachdem sein „embryonales" (s. § 3) Selbstwachsthum und seine entsprechende Selbsterhaltungsfähigkeit aufgehört haben, so ergeben sich folgende möglichen gestaltenden Wirkungen:

An Stellen, wo die Abscheerungsintensität unter ein (für die verschiedenen persönlichen Lebensphasen und vielleicht sogar Oertlichkeiten verschiedenes) Minimum sinkt, verändert sich der Knorpel; er verkalkt bei noch stattfindendem Druck; ist er dann durch diese verkalkte starre Nachbarschaft auch noch stellenweise vor starkem Druck und Zug geschützt, so wird seine Grundsubstanz an diesen Stellen aufgefressen (siehe aber § 4 b).

b) Solche Stellen finden sich bei den „kurzen", d. h. nach allen Dimensionen annähernd gleich grossen knorpeligen Gebilden im Centrum, da bei den Verschiebungen der sich berührenden Scelettheile aneinander die Abscheerung an der Oberfläche am stärksten ist und gegen das Centrum zu stetig abnimmt. Bei „langen" und daher auf Durchbiegung in Anspruch genommenen knorpeligen Gebilden sind solche Stellen an der Oberfläche des mittleren Theiles, weil hier reiner Druck oder Zug aber keine Abscheerung (s. S. 684) stattfindet; und ausserdem wieder im Centrum der Endtheile (siehe auch § 14) in Folge der Verschiebung der Enden gegen die Nachbartheile (s. Register: Knorpel).

§ 14. Knochen.

a) Knochen wird in der Periode des functionellen Lebens von dem dazu befähigten Blastem bei Einwirkung von Druck oder bei Wechsel von Druck und Zug, aber nur bei gleichzeitigem Schutz vor Abscheerung gebildet; letztere Einschränkung gilt wohl selbst für die Periode der „embryonalen", d. h. nicht von „functionellen" Reizen abhängigen Anlage von Knochen.

Digitized by Google

b) Aus diesen Gründen beginnt wohl bei den kurzen knorpeligen Scelettheilen nach der vorausgegangenen Knorpelzerstörung und -Verkalkung (siehe § 13) die Knochenbildung im Centrum und bei den langen knorpeligen Scelettheilen an der, nicht der Abscheerung unterliegenden Oberfläche des Mittelstückes, hier (S. 684) schon ohne vorausgegangene Knorpelverkalkung. Mit der Bildung dieser diaphysären Knochenschale wird der mittlere innere Theil der knorpeligen Diaphyse vor Druck, Zug und Abscheerung geschützt, was zu seiner Zerstörung führt.

c) Andererseits wird mit der Bildung dieser festeren Diaphyse bei stattfindenden Gelenkbewegungen eine neue Stelle stärkster Verschiebung, also Abscheerung und damit stärkster Knorpelbildung an der Grenze der Diaphyse gegen die Epiphyse geschaffen, die intermediäre Epiphysenscheibe (siehe Epiphyse, Diaphyse).

d) Die Apophysen sind Theile, welche gleich den Epiphysen gegen den ossificirten Theil etwas verschoben werden; und zwar geschieht dies bei ersteren durch annähernd tangential angreifende Sehnen und Muskeln.

e) Indem der ossificirte Theil seine nächste knorpelige Umgebung ruhig stellt, also vor Abscheerung schützt, schreitet die Knorpelzerstörung und Verkalkung und die nachfolgende Ossification peripher fort.

f) Es würde daher bald das präformirte Knorpelstück fast ganz substitutionell ossificirt sein, wenn nicht das anfangs „embryonale" später „functionell" bedingte Knorpel wachsthum stattfände. Sobald dies Wachsthum (aus noch unbekannten Gründen) aufhört, werden die intermediären und die Gelenk-Knorpellagen auf ein allein noch functionell (durch Abscheerung und Druck) erhaltbares Minimum an Dicke reducirt.

g) Danach scheint (aus unbekannten localisirten Gründen) an den intermediären Epiphysenscheiben auch diese functionelle Erhaltungsfähigkeit zu schwinden (sofern nicht etwa die hier vorhandenen Zacken bei der erwähnten minimalen Dicke schon

Digitized by Google

zu starke Ruhigstellung bedingen; siehe S. 720 u. Register: Epiphysen, Knochen).

h) Unter der Wirkung constanter, d. h. constant gerichteter, -localisirter und im Mittel gleich grosser Beanspruchung auf einen beliebig structurirten und gestalteten Knochen entsteht im Laufe der Zeit in ihm eine Structur, welche die „statischen Elementartheile" (Bälkchen, Plättchen und Röhrchen, S. 703) nur in den Richtungen stärkster primärer und secundärer Inanspruchnahme, also zugleich rechtwinkelig zu einander orientirt darbietet und somit in ihrem Aufbaue aus „diesen statischen Elementartheilen" der Function vollkommen angepasst ist: functionelle, speciell statische Structur des Knochens.

i) Dies geschieht dadurch, 1. dass an den Stellen stärkeren Druckes (resp. Zuges) Knochenanbildung ausgelöst wird, was zur Folge hat, dass 2. anderen, in Richtung und an Stellen weniger intensiver Einwirkung liegenden Knochentheilen der Reiz molecularer Erschütterung und Spannung entsprechend entzogen wird, was Resorption zur Folge hat (Inactivitätsatrophie) [II 221].

k) Diese gestaltenden Einzelwirkungen integriren sich auch zu starker Beeinflussung der Gesammtgestalt des Scelettheiles. Dieselbe wird im Laufe genügender Zeit in Folge der starken Inactivitätsatrophie der Knochen der constanten Beanspruchung derart angepasst, dass alle sie zusammensetzenden „statischen Elementartheile" im Mittel gleich stark in Anspruch genommen werden: functionelle, speciell statische Gestalt des Knochens.

l) Aus diesen Reactionen der Stütz- und Bindesubstanzen (§ 12, 13, 14a) zusammen leitet sich die „Selbstgestaltung von neuen Gelenken ab: die Pseudarthrose. An der Stelle „stärkster" Verschiebung entsteht resp. bleibt die Zusammenhangstrennung: ein Spalt; daneben, also an der Stelle starken Druckes mit Reibung (somit Abscheerung) entsteht und bleibt der Knorpel, an der ruhigeren Stelle daneben Knochen; in der Peripherie der Berührungsflächen dieser Scelettheile, also an den Stellen

Digitized by Google

reinen Zuges entsteht Bindegewebe (Gelenkkapsel und Bänder), auf dessen Innenseite, also bei Verschiebung mit Reibung des Bindegewebes Synovialis.

§ 15. Muskeln:

a) Regulation von Dicke und Länge: Durch Ueberwindung im Mittel grösserer Widerstände werden die Muskeln blos dicker, durch Ausübung grösserer mittlerer Verkürzung werden sie morphologisch (s. S. 623) länger: Dimensional anpassende Wirkungsweise der Activitätshypertrophie (S. 166, 627—636).

(Ueber die gestaltende Wirkung im Mittel „stärkerer Impulse" sowie grösserer „Häufigkeit" des Gebrauches s. S. 284, 589 A.; über die Auszüchtung günstiger Ansatzstellen und Faserrichtungen im personellen Leben s. S. 353, 654.)

b) Werden die Muskelfasern ceteris paribus länger, so verkürzen sich die zugehörigen Sehnenfasern; werden die Muskelfasern ceteris paribus kürzer, so werden die Sehnen länger und zwar unter sehniger Umwandlung der Muskelfaserenden. S. 616—622.

c) Ursachen der Fiederung: Die Sehnenfasern sind über 40 mal dünner als die zugehörigen Muskelfasern. Indem viele Sehnenfasern zu einer einheitlichen, d. h. aus dicht zusammenliegenden Fasern gebildeten Sehne zusammengefasst werden, entsteht Convergenz und Schiefstellung der zugehörigen Muskelfasern gegen die Sehne: Fiederung. (Dieses Gestaltverhältniss gestattet zugleich möglichste Ausnutzung gegebenen bestimmt gestalteten Raumes für die Anbringung von Muskelfasern in ihm aber auf Kosten der Ausnutzung der Energie, welche entsprechend der Schiefstellung der Fasern zur Sehne auf innere Arbeit verwendet wird.)

d) Die Sehnen entstehen, soweit ihre Lage nicht durch die Lage des directen Ursprungs der Muskelfasern vom Periost bestimmt ist (S. 586), an den am stärksten durch Nachbarn gedrückten Seiten der Muskeln; das Muskelfleisch dagegen entwickelt sich nach den Seiten geringsten Druckes hin (s. Sehnen).

§ 16. Drüsen.

Digitized by Google

a) Die Anordnung der Drüsenzellen sowie die lobuläre Gliederung an sich werden durch die Gestaltungskräfte, welche in den specifischen Theilen liegen, hervorgebracht.

b) Die Grösse der Drüsen und zum Theil auch die der einzelnen Acini, sowie die Zahl der letzteren wird durch functionelle Anpassung regulirt.

c) Die Grösse und zum Theil auch die Gestalt der Lobuli werden bei den nicht „netzförmig" structurirten, also bei den aus baumartig verästelten, blind endigenden Drüsenschläuchen gebildeten Drüsen gleichfalls durch die in den specifischen Theilen selber liegenden Kräfte (oder durch letztere Kräfte unter Vermittelung von die Function beeinflussenden Momenten) bewirkt. Die specielle Gestalt der Lobuli ist dagegen durch die enge Zusammenfassung der Läppchen durch Bindegewebe oder durch die Zusammendrängung durch äussere Nachbartheile unter Abplattung der Läppchen aneinander veranlasst[1]).

d) Die Gestalt und zum Theil auch die Grösse der Läppchen der engmaschig netzartig structurirten Leber ist durch die Anordnung und die functionell mögliche Länge der Blutcapillaren bedingt.

e) Diese Gestalt sowie die mehr oder weniger ausgeprägte periphere Sonderung der Leberläppchen wird durch die mehr oder weniger grössere Fähigkeit der jeweiligen Endverästelungen der Vena portae, in das anschliessende Capillarnetz hinein weitgabelige, zweitheilige dickere Endäste zu bilden, bedingt, als ähnliche Fähigkeit bei den Endverästelungen der Vena hepatica vorhanden ist[1]); bei manchen Thieren, z. B. beim Schweine, kommt dazu noch ein Vermögen zu flächenhafter Vermehrung des die V. portae begleitenden Bindegewebes zwischen die Acini hinein.

f) Das von den Leberzellen der Säuger gebildete „Fachwerk" wird in seiner speciellen Gestaltung durch die Anpassung des specifischen Parenchyms an die Lage und Gestalt der Blutcapillaren hervorgebracht (von der Grösse der Abstände, also

[1]) Siehe „Einleitung" z. Arch. für Entwickelungsmechanik, 1894, Bd. I, S. 17.

Digitized by Google

der Maschenweite der Blutcapillaren abgesehen, denn diese Grösse wird durch das Parenchym bedingt).

g) Die Gestalt und specifische definitive Anordnung der Säugethierleberzellen ist durch die in ihrer morphologischen Qualität begründete Fähigkeit jeder Leberzelle nach mehreren Seiten zu secerniren, also durch ihre Multipolarität bedingt (loco cit. S. 7). Diese Eigenschaft macht auch Nahrungsaufnahme jeder Zelle von mehreren Seiten her nöthig und bedingt so die erwähnte Anschmiegung des Parenchyms an das Blutcapillarnetz, während bei den anderen Drüsen die Blutcapillaren sich an das specifische Parenchym anschmiegen und sich dessen Gestalt anpassen.

§ 17. Blutgefässe.

a) Die Anlage sowie die Anlagestellen der typisch gelagerten grösseren Blutgefässe und ihrer typischen Hauptverästelungen werden durch besondere (d. h. nicht durch die „Functionirung" der Blutgefässe bedingte) gestaltende locale Ursachen bestimmt (s. S. 83, 205, 327); dasselbe ist auch bei dem nachträglichen Schwund von Gefässen der Fall (s. S. 327).

b) Alle Blutgefässe werden als Capillaren angelegt.

c) Ein Theil derselben wächst zunächst „selbstständig" weiter (S. 326).

d) Vielfach aber werden durch Steigerung des mittleren Blutdruckes und der mittleren durchfliessenden Flüssigkeitsmenge entsprechend gelegene Capillaren bei Vergrösserung des Netzes an den Zufuhr- s. Vertheilungsstellen des Blutes zu Arterien, an den Sammelstellen zu Venen umgebildet.

e) Die Intima der Blutgefässe passt sich unter normalen Verhältnissen und soweit nicht äusserer Zwang hemmend, deformirend auf das Gefäss wirkt, in der Richtung und Gestalt ihrer Lichtung an die hämodynamisch angestrebte Eigengestalt des Blutstrahles derart an, dass das Lumen der Gefässe an jeder einzelnen Stelle diejenige Gestalt und Richtung erlangt, die der Blutstrahl nach den unmittelbar vorher bestehenden, also als gegeben anzusehenden Verhältnissen, bei „freiem" Ausfluss von selber annehmen würde (S. 97).

f) In Folge dieser Anpassung erlangt z. B. die Lichtung der Astur-

Digitized by Google

sprünge beim Fehlen äusseren Zwanges auf die Gefässe die Gestalt eines „frei" aus einer seitlichen, annähernd ovalen Oeffnung der Gefässwandung des Stammes ausspringenden Blutstrahles (S. 75).

g) Diese Wirkungsweise kann darauf beruhen, dass die Intima derart wächst, dass sie nicht (oder bei äusserem Zwang auf die Gefässe möglichst wenig) von den Flüssigkeitsstrahlen gestossen wird (S. 97), somit (möglichst) nur der Blutspannung ausgesetzt wird (S. 96, 365).

h) Die Blutgefässwandung passt sich in ihrer Länge normaler Weise an die Länge der Unterlage der verbundenen Theile, in ihrer mittleren, d. h. morphologischen Wandungsdicke (besonders in der Tunica media) an die mittlere Höhe der Blutspannung (S. 97 und 98), in dem Umfang der Wandung (also in der Weite ihrer Lichtung) an die mittlere durchströmende Blutmenge an.

i) Bei zu raschem Wechsel in der Grösse dieser Functionen können diese gestaltenden Reactionen der Gefässwandung insufficient werden; es resultiren dann entsprechende Abweichungen von den vorstehend charakterisirten Gestaltungen, so z. B. Schlängelungen, also Vergrösserung der Länge statt blosser Verdickung, sowie Erweiterung des Lumens mit Verdünnung der Wandung statt Verdickung derselben bei zu rascher anhaltender Steigerung des mittleren Blutdruckes (S. 168).

k) Diese functionellen Verhältnisse werden von dem Verbrauch in den ernährten Bezirken aus regulirt (S. 316).

l) Die morphologische Anpassung an den gesteigerten mittleren Verbrauch geschieht in dem Capillarbezirk zunächst derartig, dass in Folge dieser Steigerung die Bildung neuer Capillaren in der Capillarwandung der betreffenden Stellen ausgelöst wird. Eine nervöse, vasomotorische Regulation der Weite der zuführenden und (vielleicht auch) der abführenden Gefässe vermittelt dann die Möglichkeit zur nachfolgenden morphologischen Anpassung an diese Gebrauchssteigerung.

Autoren- und Sach-Register siehe am Schlusse des zweiten Bandes.

Digitized by Google

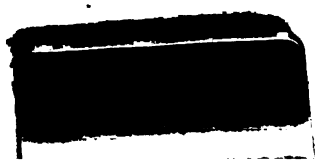
Digitized by Google

Digitized by Google

BOUND IN LIBRARY

SEP 111918

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06970 6524



Digitized by Google